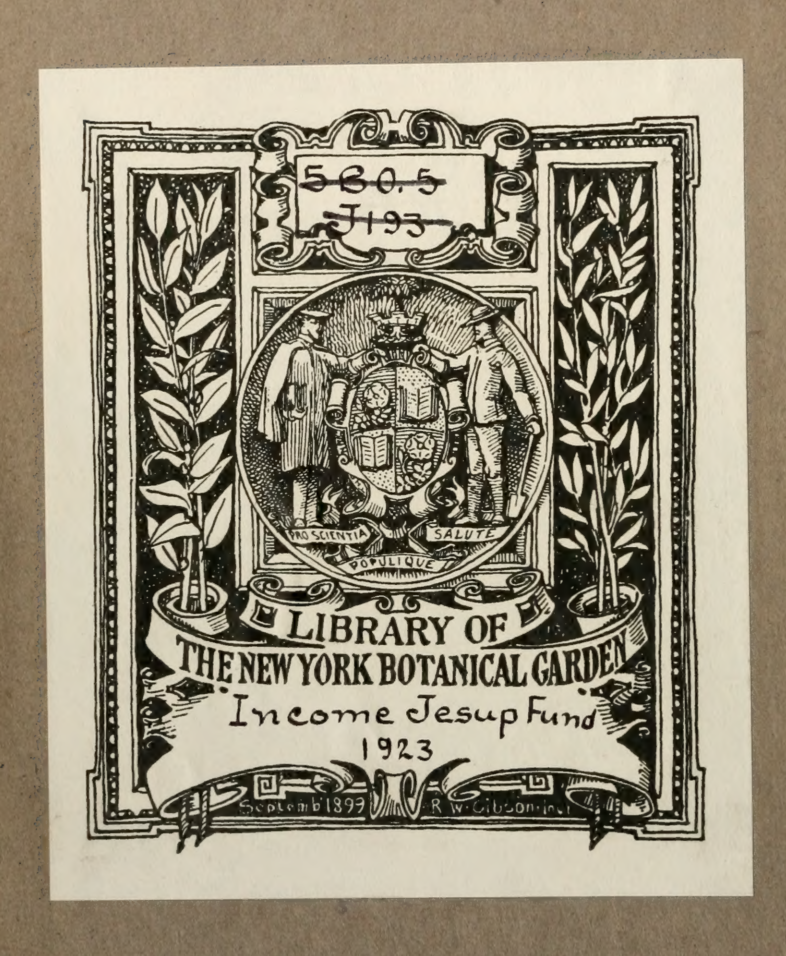

580.5
J193
PRO SCIENTIA
SALUTE
POPULIQUE
LIBRARY OF
THE NEW YORK BOTANICAL GARDEN
Income Jesup Fund
1923
Septemb 1899
R W Gibson inv

JAHRBÜCHER

für

wissenschaftliche Botanik

Begründet

von

Professor Dr. N. Pringsheim

herausgegeben

von

H. Fitting

Professor an der Universität Bonn a. Rh.

Zweiundsechzigster Band

Mit 102 Textfiguren

Leipzig

Verlag von Gebrüder Borntraeger

1923

Druck von E. Buchbinder (H. Duske) in Neuruppin

Made in Germany

Inhalt

Heft 3; ausgegeben im Juli 1923.

Heft 4; ausgegeben im September 1923.

Alphabetisch nach den Namen der Verfasser geordnetes Inhaltsverzeichnis.

JAHRBÜCHER

für

wissenschaftliche Botanik

Begründet

von

Professor Dr. N. Pringsheim

herausgegeben

von

H. Fitting,

Professor an der Universität Bonn a. Rh.

Zweiundsechzigster Band. Erstes Heft

Leipzig

Verlag von Gebrüder Borntraeger

1923

Alle Zusendungen für die Redaktion bittet man **von jetzt ab** zu richten an Herrn **Professor Dr. Hans Fitting** in **Bonn a. Rh.,** Poppelsdorfer Schloß.

„Printed in Germany"

Inhalt des vorliegenden Heftes.

Ausgegeben im Februar 1923.

Die Jahrbücher für wissenschaftliche Botanik erscheinen in zwanglosen Heften, von denen 4—6 einen Band bilden. Den Abonnenten werden die Hefte zu einem Vorzugspreis geliefert, der sich beim Einzelverkauf um 25 % erhöht.

Das Honorar beträgt 30 Mk. für den Druckbogen. Bei Dissertationen wird ein Honorar nicht gewährt. Den Autoren werden 30 Sonderabdrücke kostenfrei geliefert. Auf Wunsch wird bei rechtzeitiger Bestellung eine größere Anzahl von Sonderabzügen hergestellt und nach folgendem Tarif berechnet:

a) bei den ersten 70 Exemplaren über die 30 kostenfreien Sonderabdrucke hinaus für jedes Exemplar geheftet ohne Umschlag pro Druckbogen 12 Pfg.,

b) bei weiteren Exemplaren für jedes Exemplar geheftet ohne Umschlag pro Druckbogen 20 Pfg.

Sofern ein besonderer Umschlag mit Titel gewünscht wird, richtet sich der Preis nach den Gestehungskosten. Zurzeit verlangt die Druckerei für einen solchen Titel 3000 Mk. Hierzu kommen die Kosten für den Buchbinder und das Papier je nach der gewünschten Zahl von Sonderabzügen. — Zusätze, Änderung der Paginierung usw. werden besonders berechnet.

Bei schwarzen oder farbigen Tafeln kann der Preis bis auf weiteres nur von Fall zu Fall festgesetzt werden.

Chromosomenverhältnisse, Reduktionsteilung und Revision der Keimentwicklung der Mistel (Viscum album).

Von

Artur Pisek.

Mit 6 Textfiguren.

Die folgenden Studien knüpfen an blütenbiologische Untersuchungen von Heinricher an[1]). Es handelte sich bei diesen im wesentlichen um Experimente, welche ergaben, daß zur Blütezeit in Stramingaze gesackt gewesene weibliche Mistelbüsche Beeren entwickelten — obwohl die Blüten von Insekten[2]) nicht bestäubt werden konnten —, und daß diese Beeren Embryonen enthielten, also nicht etwa parthenokarp waren. Dazu kamen eingehende Beobachtungen während des Blühens im Freien, die besonders an den weiblichen Blüten nur einen relativ recht geringen Insektenbesuch konstatieren ließen, und schließlich der Nachweis, daß die Mistelblüten jedweder Nektarausscheidung ermangeln. Diese Ergebnisse und die Tatsache, daß die Mistel im allgemeinen doch ziemlich reichlich Beeren trägt, führten Heinricher zu dem Schlusse, es müsse bei der Bestäubung der Mistel neben den Insekten, die hierbei keine besondere Bedeutung hätten, dem Winde eine ganz wesentliche Rolle zufallen. In einem Nachsatze der unten an zweiter Stelle angeführten Arbeit wies Heinricher aber noch auf die Möglichkeit somatisch-parthenogenetischer Entwicklung der

1) E. Heinricher, Ist die Mistel *(Viscum album)* wirklich nur Insektenblütler? Flora, Bd. 113, 1920. — Derselbe, Wie erfolgt die Bestäubung der Mistel; scheiden ihre Blüten wirklich Nektar ab? Biol. Zentralbl., Bd. 40, 1920.

2) Abgesehen von Blasenfüßern *(Thrips)*, die aber an Mistelblüten nicht beobachtet wurden.

Mistel hin, eine Möglichkeit, über welche neue Untersuchungen entscheiden müßten.

Ich wurde von Hofrat Heinricher angeregt, diese Frage der allfälligen apomiktischen Entwicklung der Mistel cytologisch-entwicklungsgeschichtlich zu prüfen. Hierfür, sowie für das stete Interesse am Fortschritt der Arbeit und mannigfache Literaturhinweise erlaube ich mir an dieser Stelle Herrn Hofrat Heinricher, meinem verehrten Lehrer und Institutsvorstande, tiefsten Dank auszudrücken.

Die über die Mistel bestehende Literatur läßt der Idee apogamer Entwicklung durchaus Spielraum. Die Arbeiten von Treviranus[1]) und Decaisne[2]) aus der Mitte des vorigen Jahrhunderts zeitigten überhaupt nur, soweit es sich um die leichter verfolgbaren, fortgeschrittenen Entwicklungszustände von Embryo und Endosperm handelt, greifbare Resultate. Etwa ein Jahrzehnt hernach veröffentlichte Hofmeister[3]) u. a. auch über die ersten Stadien der Embryo- und Endospermbildung der Mistel Ergebnisse, die bei der Schwierigkeit des Gegenstandes und, weil sie sich im wesentlichen als zutreffend erwiesen haben, für seine Zeit erstaunlich genannt werden können; doch lag das hier angeschnittene Problem, wie begreiflich, noch außerhalb des Rahmens seiner Arbeit, so enthält sie keine Entscheidung darüber, wenn er den Pollenschlauch zum Embryosack wachsen und den Embryo aus einem der „Keimbläschen" (Ei + Synergiden) hervorgehen sieht. Der späteren Abhandlung von Jost[4]) über die Entstehung der Embryosäcke, die Entwicklung der Antheren und des Pollens, der ich wertvolle Anhaltspunkte für die Orientierung an meinem Objekt verdanke, lag es gleichfalls noch ferne, auf die uns hier gerade interessierenden Vorgänge einzugehen.

Die Gliederung der Arbeit ergab sich aus der Erwägung, daß schon das Studium des Reduktionsprozesses in den Sporenmutterzellen viel Licht auf die schwebende Frage werfen mußte, wozu wieder zunächst die diploide Chromosomenzahl festzustellen war. Merkwürdigerweise sind nämlich die Chromosomenverhältnisse

1) L. C. Treviranus, Über Bau und Entwicklung der Eychen und Samen der Mistel. Abhandl. d. bayer. Akad. d. Wissensch., math.-phys. Kl., 7. Bd., 1853.

2) Decaisne, Mémoire sur le developpement du pollen, de l'ovule etc. du gui. Mem. de l'acad. de Bruxelles, tom. XIII, 1841.

3) W. Hofmeister, Zur Kenntnis der Embryobildung der Phanerogamen. Abhandl. d. kgl. sächs. Gesellsch. d. Wissensch., math.-phys. Kl., 4. Bd., 1859.

4) L. Jost, Zur Kenntnis der Blütenentwicklung der Mistel. Bot. Zeitung, 1888.

unserer Mistel noch ungeklärt, trotzdem man schon lange deren großen Kerne kennt. In Tischlers[1]) Zusammenstellung der bisher gefundenen Chromosomenzahlen fehlen Daten über die Mistel, und die Lücke ist seither nicht ausgefüllt. Fürs zweite galt es dann, die ersten Entwicklungsvorgänge im reifen Embryosack zu verfolgen, zumal auch bei Wegfall somatischer Parthenogenese noch immer irgendwelche Adventivembryonenbildung möglich sein konnte.

Das zur Untersuchung benötigte Material (Laubholzmisteln) entstammt den reichen Mistelkulturen des Innsbrucker botanischen Gartens und wurde mit Alkohol-Eisessig fixiert. Die Mikrotomschnitte wurden mit Delafieldschem Hämatoxylin und Eosin, Handschnitte einfach mit Hämatoxylin gefärbt. Die Figuren sind mit dem Abbeschen Zeichenapparat entworfen und zwar, soweit sie Kernteilungen betreffen, bei Verwendung von Reichert $^1/_{12}$ hom. Imm. und Ok. 4, die übrigen bei Obj. 7a und Ok. 2[2]).

Abschnitt I.

Somatische Teilung — diploide Chromosomenzahl.

Die zur Feststellung der diploiden Chromosomenzahl erforderliche Auswahl von somatischen Teilungsstadien boten Vegetationspunkte, die Anfang April fixiert und quergeschnitten wurden. Schon im ruhenden Zustande fallen die Kerne aller Gewebe durch relative Größe und Chromatinreichtum auf. In der Prophase der Teilung wächst ihr Durchmesser auf 20 μ im Mittel. 1 bis 2 große, von einem helleren Hof umgebene Nukleolen springen, besonders wenn sich das Chromatin zum Knäuel lockert, in die Augen, sind aber auch an Ruhekernen zu beobachten. Die großen Chromosome sind V- oder U-förmige Schleifen mit langen,

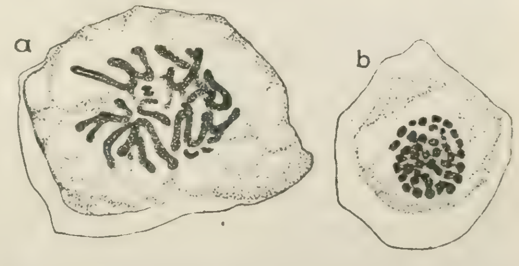


Fig. 1. Somatische Metaphase *(a)* und Anaphase *(b)* in Polansicht.

1) G. Tischler, Chromosomenzahl, -form und -individualität im Pflanzenreiche. Progressus rei botanicae, 5. Bd., 1917.

2) Die Ausführung der Zeichnungen nach meinen Entwürfen besorgte mit größter Sorgfalt die wissenschaftliche Hilfskraft am Institute, Frl. M. Bucek, der ich hierfür besten Dank schulde.

1*

oft gekrümmten und stark spreizenden Schenkeln, so daß die Metaphase in Polansicht etwa einem Bündel auseinanderflatternder Bänder gleicht, das nicht zu entwirren ist (Fig. 1 *a*[1]). In der Anaphase dagegen straffen sich die Schleifen, und dann bietet sich manchmal ein Tochtersortiment in der Ansicht vom Pol oder vom Zentrum der Spindel so dar, daß mehr oder weniger paarweise zusammengehörige Punkte in großer Zahl deutlich zu unterscheiden sind: Die Scheitelpunkte bezw. optischen Durchschnitte der zweischenkeligen Chromosome (Fig. 1 *b*). Mehrmalige Zählungen an solchen Stadien schwankten zwischen 38 und 42 Punkten; daraus ergibt sich im Mittel die diploide Zahl von 20 Chromosomen, was im folgenden bestätigt wird.

Abschnitt II.

Reduktionsteilung der Pollenmutterzellen.

Über den Verlauf der Reduktionsteilung orientiert man sich bei unserem Objekt rascher an den Pollenmutterzellen, deren jeder Querschnitt durch die Antherenregion einer männlichen Blüte eine Menge enthält, während in der weiblichen Blüte im ganzen nur mit etwa 7—9 Embryosackmutterzellen zu rechnen ist. Daher nahm ich zuerst die Pollenmutterzellen vor und reihe auch in der folgenden Darstellung die Vorgänge in den Embryosackmutterzellen, obwohl gerade sie zunächst interessieren, an zweiter Stelle ein.

Die Mistel weicht in Anlage und Bau ihrer Reproduktionsorgane sehr vom gewöhnlichen Typus ab. Über diese merkwürdigen Verhältnisse, die übrigens schon lange bekannt sind, hat uns in neuerer Zeit speziell Jost unterrichtet. Es fehlen bei *Viscum* vollständige Staubblätter, nur die Antheren werden als polsterartige Gebilde unmittelbar auf der Innenseite der Perigonblätter angelegt; der Pollen wird in einer großen Anzahl von Kammern gebildet, die ganz regellos im Innern der Anthere sich finden und sich einzeln nach außen öffnen.

Der Inhalt einer solchen Pollenkammer vor Beginn der Synapsis (Fig. 2) stellt sich als ein rundlicher kompakter Haufen von Pollenmutterzellen dar, die durch zarte Membranen gegeneinander abgegrenzt sind. Diesen Inhalt umgeben wenige Lagen tangential abgeflachter Zellen, die peripher ohne scharfe Grenze in parenchy-

---

1) Größter Durchmesser der Chromosomenplatte in Fig. 1 *a* = 32 μ.

matisches Gewebe übergehen. Die innerste Lage ist jedenfalls als Tapetenschicht zu deuten; ein typisches Tapetum sowie ein Periplasmodium kommt nicht zur Ausbildung. Die Kerne der Pollenmutterzellen sind groß (22—26 μ Durchmesser), blasig und führen je 1, selten 2 charakteristische, große, doppelt konturierte Nukleolen; ihr Chromatin ist in diesem Stadium feinflockig und -fädig im Kernraum verteilt. Am Beginn der Synapsis dagegen sind die chromatischen Elemente zu rein fädigen Strukturen geordnet. In der Nähe des Kernkörperchens bildet der anfangs glatte Faden einen lockeren Knäuel, von dem aus einzelne Stränge und Strangbündel durch die Kernhöhle gegen die Kernoberfläche ziehen (Fig. 3 *a*) und diese mit mannigfach gewundenen Schleifen locker überspinnen (Fig. 3 *b*), so daß die Peripherie des Kerns im optischen Durchschnitt von Pünktchengruppen gesäumt erscheint (vgl. Fig. 3 *a*). Auch der erwähnte Knäuel bietet mehr das Bild einer Ansammlung derartiger Punkte. Es handelt sich zweifellos nicht um knotige Chromatinkontraktionen (Gamosomen Strasburgers), eine Annahme, zu welcher die häufige Gruppierung der Punkte zu Zweien verleiten könnte, die indes bloß auf einen teilweise parallel-gepaarten Verlauf der Fäden schließen läßt. Eine Zusammenziehung des gesamten Chromatins zu Gamosomen, die sich paaren und dann auf dem Höhepunkt der Synapsis zu einem dichten Haufen ballen, während der Kernraum im übrigen fast chromatinfrei wird, dieses typische Bild vom Beginne der Synapsis, wie dies von Strasburger und seinen Schülern an andern Objekten beschrieben wurde [1]), konnte ich bei den Pollenmutterzellen der Mistel nicht beobachten. Statt dessen fand ich gerade an jenen Stellen der Schnittserien, an welchen Synapsisballen zu vermuten waren,



Fig. 2. Pollenkammer mit Pollenmutterzellen.

1) Siehe z. B. Strasburger, Typische und allotypische Kernteilung. Jahrb. f. wiss. Bot., 42. Bd., 1906. — Schoch, Entwicklungsgeschichtlich-zytologische Untersuchungen über die Pollenbildung und Bestäubung einiger *Burmannia*-Arten. Arb. a. d. Züricher Institut, 1920.

bloß dichtere Verknotungen im Knäuel, dessen Faden in solchen dichten Partien vollständig aufgelockert erschien. — In einem weiteren Stadium, das sich dem vorhin beschriebenen unmittelbar anreiht, ist der Knäuel in der Umgebung des Kernkörperchens zwar größer, dichter und undurchdringlich geworden, sendet aber nach wie vor zahlreiche Stränge gegen die Oberfläche (Fig. 3 *c*).

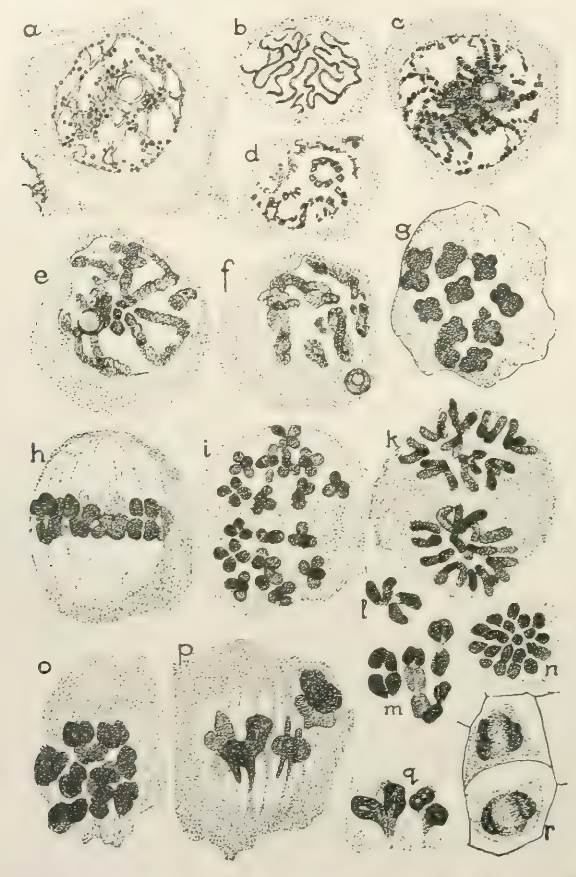


Fig. 3. Synapsis, heterotypische und homäotypische Teilung der Pollen- (*a* bis *n*) und Embryosackmutterzellen (*o* bis *r*).

Anschnitte von derartigen Kernen zeigen, daß die Oberfläche — wie vordem — von Schlingen und Schleifen übersponnen ist; außerdem ist deutlich zu sehen, wie der Faden nunmehr eine perlschnurartige Struktur angenommen hat, indem Knötchen, die manchmal eine paarige Natur mehr ahnen als sicher beobachten lassen, mit Zwischenräumen wechseln (Fig. 3 *d*). Die angedeutete Zwei-

teilung der Knötchen kann auf bereits vollzogene Fadenverschmelzung weisen (die Knötchen entsprächen somit den Syniden Strasburgers). In später Synapsis ist der Faden noch viel dicker, derb und rauh, wieder ungegliedert; nur wenige große Schlingen greifen von einem noch immer deutlichen, dichtern Knäuel am Nukleolus gegen die Kernmembran hin aus (Fig. 3*e*).

Der nächste beobachtete Schritt ist bereits die Diakinese (Fig. 3*f*).

Die Struktur der Paarlinge gleicht ganz jener des Fadens im eben geschilderten Synapsisstadium. Häufig überkreuzen sie sich in einer Achterfigur oder sind mit den Enden umeinander gedreht (Fig. 3*f*) oder kleben auch in der einen Hälfte zusammen, während die andern Hälften auseinanderklaffen. Die Paare differieren wohl in der Größe, aber die Unterschiede sind zu unbestimmt, um etwa eine Größensortierung zu gestatten. An Handschnitten läßt sich beobachten, daß das Plasma, welches den Kern meist einseitig, wie eine Kappe, umgibt, einen sichelförmigen, breiten, helleren Hof von zart radialfaseriger Struktur um den Kern bildet.

Bevor die Paarlinge nun zur 1. Teilung antreten, müssen sie noch weitgehende Gestaltsveränderungen durchmachen; denn am Beginn des 1. (heterotypischen) Teilungsschrittes stellen sie sich als (mehr oder weniger deutlich) vierteilige Chromatinklumpen von ansehnlicher Größe dar (Fig. 3*g*), entsprechend dem Chromatinreichtum bei geringer Chromosomenzahl; es sind Tetraden, wie sie zuerst aus der Zoologie bekannt, in neuerer Zeit aber auch bei vielen Pflanzen entdeckt wurden. Wie ich der Arbeit von Schoch entnehme, scheint Tetradenbildung nach bisherigen Ergebnissen mehr für Formen mit vielen und kleinen Chromosomen charakteristisch zu sein; insofern würde die Mistel eine bemerkenswerte Ausnahme bedeuten.

Wenn ich hier etwas ausgreife, weil ich später noch darauf zurückkomme und Schochs Resümee aus der bezüglichen Literatur folge, geht die neuere, speziell auf Grégoire und Schreiner fußende Ansicht über die Entstehung der Tetraden dahin, daß die in der frühen Diakinese parallel-gepaarten Chromosome später auseinanderspreizen, bis eines in die Verlängerung des andern kommt, und schon während dessen oder nachher sich längs spalten. Die Skizze (Fig. 4*a*—*d*) mag den Vorgang anschaulich machen. Danach ist die Tetradenbildung auf eine Längsteilung der Paarlinge zurückzuführen, die nichts als eine Vorwegnahme, eine frühe

Vorbereitung der erst im 2. Teilungsschritt erfolgenden Trennung der Tochterchromosome bedeutet. Ziehen wir dieses Schema zur Erklärung der Tetradenbildung in unserm Falle heran, so erhellt, wie weit die Zusammenziehung des Chromatins fortschreiten muß, bis die Paarlinge zu Vierlingsgruppen von fast quadratischem Umriß werden.

Die Vierergruppen ordnen sich zur Äquatorialplatte ungefähr so an, daß sie durch die Teilungsebene halbiert werden (Fig. 3*h*, Spindel in Seitenansicht). In Polansicht (Fig. 3*g*) lassen sich jetzt 10 solcher Chromatinklumpen meist unschwer voneinander sondern; ihre Größenunterschiede sind sicher durch die verschiedene Lage mit bedingt.

Die Teilung müßte nun jede Tetrade in 2 Zweiergruppen zerreißen, und es wäre demgemäß zu erwarten, daß in der Anaphase gegen jeden Pol ein Häufchen von 10 Zweiergruppen oder von 10 ungeteilten Chromosomen zieht; letzteres nämlich wäre möglich, wenn der bei der Tetradenbildung vorweggenommene Längsspalt wieder verwischt würde. Indessen sieht man 2 Gruppen von je

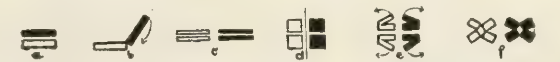


Fig. 4. Schema der Entstehung der Tetraden im allgemeinen (*a* bis *d*) und ihres Verhaltens in der Anaphase der heterotypischen Teilung bei der Mistel (*e*, *f*). Der Strich in *d* gibt die Ebene der heterotypischen Teilung an.

etwa 10 immer deutlich 3—4teiligen Chromosomen polwärts wandern, förmlich neue Tetraden, aber zarter und bedeutend kleiner als die vorigen und an Gestalt am besten Kleeblättchen, 4- oder 3zähligen, vergleichbar (weil häufig ein Vierling außerhalb der Ebene der drei andern liegt). Sie verleihen der sich teilenden Pollenmutterzelle ein für die Anaphase der heterotypischen Teilung ganz charakteristisches, geblümtes Aussehen (Fig. 3*i*). Den Weg zur Deutung dieses zuerst verwirrenden Bildes scheint mir die folgende 2. (homöotypische) Teilung zu weisen. Die Chromosome des 2. Teilungsschrittes sind V-förmig mit deutlichem Knick an der Spitze und kurzen, spreizenden Schenkeln; je zwei solche V gehören, entsprechend ihrer Entstehung aus einem Mutterchromosom, unverkennbar zusammen, bilden vorläufig eine vierzipfelige Einheit (Fig. 3*k*). Zufällig versprengte das Messer an einem Präparat ein solches Tochterchromosomenpaar, daß es sich isoliert in günstiger Lage bot (Fig. 3*l*). Dieses vierzipfelige Gebilde ist nicht anders zu verstehen als ein Paar ebensolcher V-förmiger Tochterchromo-

some, die an der Spitze zusammenhaften, und schlägt so die Brücke zur Kleeblattform der Chromosome in der Anaphase der vorausgegangenen Teilung.

Wie aber diese letzteren zu ihrer merkwürdigen Form gelangen, darüber gibt der in Fig. 3*m* dargestellte Fall Aufschluß. Es sind drei Tetraden im Beginne des Auseinanderweichens ihrer Hälften in Seitenansicht der Spindel gezeichnet, so daß die Ebene der 1. Teilung als horizontale Linie mitten durch die Figur zu denken wäre. Die Tetrade links zeigt das von Fig. 3*h* bekannte typische Aussehen, nur ist die Trennung in 2 Zweiergruppen hier schon deutlich. In der Mitte der Figur liegt eine Tetrade, deren plumpe, intensiv gefärbte, obere Hälfte — wie ihre Nachbarin links — eine unveränderte Zweiergruppe vorstellt; die untere Hälfte dagegen ist ein blasser gefärbtes, gestrecktes, 4teiliges Gebilde, das nicht anders entstanden sein kann, als indem die untere Zweiergruppe der Länge nach auseinanderklappte, wie man etwa ein Taschenmesser öffnet. Rechts endlich sind beide derart zu kleinen Vierergruppen auseinander geklappten Tetradenhälften im Auseinanderweichen. Ein wenig Spreizen der Teile einer solchen neuen kleinen Vierergruppe — und die charakteristische Kleeblattform ist erreicht. Auf diese Weise wird offenbar die V-Form, welche die Tochterchromosome während der 2. Teilung auszeichnet, schon gegen Ende der 1. Teilung vorbereitet. Eine an das Schema der Tetradenentstehung (nach heutiger Auffassung) anschließende Skizze (Fig. 4*e*, *f*) möge diesen eigentümlichen Vorgang der Bildung von 4teiligen Chromosomen in der Anaphase der heterotypischen Teilung, dem ich aus der mir zugänglichen Literatur nichts Gleiches an die Seite zu stellen weiß[1]), schematisch klar machen.

Die gegebene Deutung scheint mir um so einleuchtender, als danach die Entstehung der kleinen Scheintetraden nur eine Parallele zur eigentlichen Tetradenbildung wäre, die — wie vorhin

1) *Rhoeo discolor* zeigt nach Suessenguth ähnliche Chromosomenform; doch liegen dort die Dinge von vornherein anders, insofern die Chromosome, die sich nicht zu gemini vereinigen, sondern hintereinander liegen, schon in der Prophase der heterotypischen Teilung diese Form besitzen. (Siehe Suessenguth, Meiotische und somatische Kernteilung einiger Monokotylen. Flora, 1921.) — Die beschriebene (wie aus dem einen gezeichneten Fall schon ersichtlich), nicht gleichzeitig bei allen Chromosomen einsetzende Komplikation bringt es auch mit sich, daß Ansichten von Metaphasen der 1. Teilung selten so klar sind, wie man es bei der Größe der Tetraden und ihrer relativ geringen Zahl erwarten möchte.

kurz dargelegt — auf eine Vorwegnahme der erst im 2. Teilungsschritt „fälligen" Längsspaltung der Mutterchromosome in Tochtersegmente zurückzuführen ist. Es scheint eben den Sporenmutterzellen, wenigstens in vielen Fällen, die Tendenz innezuwohnen, der Entwicklung vorauszueilen[1]).

In der Anaphase der homöotypischen Teilung klappen die ursprünglich spreizenden Schenkel der V-Chromosome mehr zusammen. Dann ist da und dort in Polansicht sehr schön das Gegenstück zur Anaphase der somatischen Teilung (Fig. 1*b*) wahrzunehmen: Dort ungefähr 40, hier (sicher zählbar!) bloß 20 Punkte, deren paarweise Zusammengehörigkeit oft ganz klar ist, als Scheitelpunkte der oben konvergierenden Schenkel von 10 Chromosomen (Fig. 3*n*).

Am Schlusse des 2. Teilungsschrittes erst teilt sich, dem Dikotylentypus folgend, die Pollenmutterzelle in die 4 Enkelzellen, die zunächst noch von der schon während der Synapsis stark verquellenden Membran der Pollenmutterzelle (Fig. 3*a*) wie von einer Schleimmasse umschlossen bleiben. —

Zur Ergänzung sei noch nachgetragen, daß im Stadium zwischen den beiden Teilungen das Chromatin der Tochterkerne zweierlei Formen annimmt: einmal bildet es sehr lockere Knäuel von glattfädigen gewundenen Schlingen; dann aber auch flockige Schollen, mindestens in der vierfachen haploiden Zahl; es ist merkwürdig zu sehen, wie auch diese prochromosomartigen Gebilde manchmal 4teilig sind. Die beiden Zustände (Faden und Schollen) folgen jedenfalls zeitlich aufeinander, doch konnte ich mir über die Reihenfolge nicht Klarheit verschaffen. Die Verkettung der ganzen subtilen Vorgänge fällt besonders deshalb nicht leicht, weil die Entwicklung nur sehr im allgemeinen von der Basis gegen die Spitze der Antheren fortschreitet und die Inhalte der einzelnen Pollenkammern desselben Querschnittes oft auf sehr verschiedener Entwicklungsstufe stehen.

Synapsis und Reduktionsteilung fallen in die erste Hälfte des August (die jungen männlichen Blüten zeigten ziemlich individuelle Schwankungen). Anfang September machen die Pollenkörner die progame Teilung durch und führen dann die typischen beiden Kerne. An Handschnitten konnte ich feststellen, daß die Chromosome in der progamen Teilung, die ich weiter nicht genau verfolgte, wieder

1) Vgl. Schochs vorhin zitierte Arbeit über Pollenbildung von *Burmannia*-Arten, S. 33.

V-Form besitzen wie während der homöotypischen Teilung, nur sind die Schenkel eher länger.

Abschnitt III.

Reduktionsteilung der Embryosackmutterzellen.

Wie bei der männlichen Blüte herrschen auch im Bau der weiblichen Reproduktionsorgane unserer Mistel extreme Verhältnisse, insofern die Samenanlagen auf nackte Embryosäcke reduziert sind, die in der Zahl von etwa 7—9 (Jost) zentral in der Basis des Fruchtknotens angelegt werden.

An Querschnitten durch weibliche Blütenanlagen vom Anfang des Juli läßt sich in der Basis des Fruchtknotens ein Komplex lebhaft sich teilender Zellen beobachten, unter welchen schon jetzt eine Anzahl durch Größe und Kernvolumen auffällt. Aber erst mit Beginn der Synapsis (d. h. bei meinem Materiale von Mitte Juli an) sind die Embryosackmutterzellen so weit herausdifferenziert, daß sie als solche sicher kenntlich sind.

Nach der eingehenden Darlegung der korrespondierenden Vorgänge in den Pollenmutterzellen kann ich mich hier mehr darauf beschränken, Abweichungen von dem dort Wahrgenommenen hervorzuheben. Da ist fürs erste zu bemerken, daß es in den Embryosackmutterzellen auf der Höhe der Synapsis zu einer viel dichtern Zusammenballung des Chromatins kommt. Man begegnet ganz dichten Knäueln, von denen allenfalls wenige, aber schon in Knötchen (wie bei den Pollenmutterzellen, Fig. 3*d*) gegliederte Fadenstücke in die Kernhöhle hinaus vorragen. Gamosomenbildung scheint auch hier auszufallen. Nach deutlichen Diakinesestadien durchsuchte ich meine Präparate vergebens, dafür — und das war schließlich die Hauptsache — fanden sich genug Metaphasen der heterotypischen Teilung. Noch schöner als bei den Pollenmutterzellen sind hier mit Sicherheit 10 große Chromatineinheiten zu zählen, keine Tetraden, sondern einfach unregelmäßig konturierte, große Klumpen (Fig. 3*o*, Polansicht). In Fig. 3*p*, einer Seitenansicht der Spindel, sind sie offenbar im Beginn des Auseinanderweichens ihrer Hälften, deutlich 2lappig. In einem günstigen Falle, wobei durch das Messer gerade zwei solche Einheiten von der Menge der übrigen abgetrennt wurden (Fig. 3*q*), bieten sie das Bild eines Paares auseinanderspreizender Lappen, die mit dem einen Ende in einer wie verquollen aussehenden, heller gefärbten

Masse zusammenhängen, die wieder gegen die Pole der Spindel in einen Zipfel ausgezogen ist (auch Fig. 3*p* zeigt diese Zipfel). Überdies ist an jedem Lappen ein heller Strich, jedenfalls als Andeutung einer vollzogenen oder sich eben erst vollziehenden Längsspaltung, zu erkennen. In der Anaphase finden sich wieder die kleeblattähnlichen Chromosome, womit übereinstimmt, daß das Bild der 2. (homöotypischen) Teilung ganz jenem der Pollenmutterzellen desselben Stadiums gleicht; nur geht hier der 2. Teilungsschritt in getrennten Tochterzellen vor sich, da sich mit der 1. Kernteilung die Mutterzelle teilt. Bei der homöotypischen Teilung dagegen, die noch beide Tochterkerne durchmachen (Fig. 3*r*), obwohl in der Regel nur einer sich weiter entwickelt, unterbleibt die Zellteilung.

Nach Jost verharrt eine große Anzahl der Anlagen auf dieser Stufe; nur 1—4 Embryosackmutterzellen[1]) liefern je einen ausgewachsenen Embryosack und zwar jene, „welche dem weiter oben in die Mediane der beiden Carpelle einmündenden Gefäßbündel am nächsten liegen“ (Jost, Taf. VI, Fig. 8). Selten werden beide übereinander liegenden Tochterzellen einer Embryosackmutterzelle zu Embryosäcken (oder die obere allein, wie ich in einem Falle beobachtete); in der Regel wächst nur die basal gelegene Tochterzelle seitlich aus und „dringt als ein dickwandiger, viele Biegungen zeigender Schlauch zwischen den parallelen Zellreihen des Fruchtknotenparenchyms nach oben vor“ (Jost, Taf. VI, Fig. 9), während ihre obere Schwesterzelle nur als niedere Kappe dem Basalteil des auswachsenden Embryosackes aufliegt und desorganisiert wird. Anfang August schon war die Mehrzahl der Anlagen so weit gediehen.

Aus dem Vorausgegangenen ergibt sich also, daß Pollen- und Embryosackmutterzellen in der Reduktionsteilung und deren vorbereitenden Phasen teilweise etwas getrennte Wege gehen, die aber in beiden Fällen zu durchaus typischer Reduktion der Chromosomenzahl führen. Dieses Resultat schränkt die Idee apogamer Entwicklung der Mistel eigentlich völlig auf die Möglichkeit allfälliger

1) Hierin bezw. in der Zahl der Keimlinge verhalten sich Laubholzmistel einerseits, Kiefern- und Tannenmistel andererseits insofern verschieden, als bei letzteren beiden 1 embryonige Samen vorherrschen, während die Samen der Laubholzmistel meist 2—3, selten 4 Embryonen enthalten. An meinem Materiale fand ich zumeist 2 ausgewachsene Embryosäcke. — Siehe Heinricher, Experimentelle Beiträge zur Frage nach den Rassen und der Rassenbildung der Mistel. Centralblatt f. Bakteriologie, Parasitenkunde und Infektionskrankheiten, 31. Bd., 1911, S. 256 u. 261, Anm. 2.

Adventivembryonenbildung ein. Denn auch der Fall von *Thalictrum purpurascens*, welches nach Overton[1]) neben apogam sich entwickelnden, diploiden Eiern auch haploide bildet, kommt nicht in Betracht. Wenn selbst diese letzte Möglichkeit nach Hofmeisters Arbeit wenig Wahrscheinlichkeit für sich hatte, so war es doch zur einwandfreien Klarlegung und gewissermaßen zur Probe geboten, die Entstehung des Embryos neuerlich zu verfolgen.

Abschnitt IV.

Befruchtung und Embryoentwicklung.

Die Embryosäcke der ausgebildeten, aber noch geschlossenen weiblichen Blüte zeigen (wie schon Jost vermerkte) normalen Inhalt. Das narbenwärts gelegene, keulig erweiterte Ende des Embryosacks birgt am Scheitel den Eiapparat; 3 bläschenförmige, blaß tingierte Kerne mit deutlichem Nukleolus. Die Kerne differieren untereinander nicht, und auch die ihnen zugeordneten Plasmabezirke sind meist undeutlich abgegrenzt, so daß Ei und Synergiden sich selten einmal unterscheiden lassen. Nahe dem Eiapparat liegen in einer Plasmaansammlung konstant die beiden Polkerne als zwei besonders große, aneinander gelagerte, aber deutlich getrennte Kerne, in Form und Struktur jenen des Eiapparates gleichend[2]). Am Grunde des schlauchartig verschmälerten, basalen Embryosackendes sind die Antipoden zu finden. Daß man sie selten einmal auf einem Schnitt zusammen mit den fünf anderen Kernen zu sehen bekommt, verschulden die Krümmungen des Embryosackes.

Die dickwandigen Pollenschläuche brauchen jedenfalls einige Tage, um durch das Narben- und Fruchtknotengewebe zum Embryosack vorzudringen. Gelegentlich von Voruntersuchungen, die ich schon im vergangenen Jahre in dieser Richtung anstellte, sah ich die Pollenschläuche 3 Tage nach vorgenommener Bestäubung zwischen den gestreckten Zellen des Narbenkopfes eingedrungen; am 5. Tage hatten die meisten gut die Hälfte ihres Weges zum Embryosack zurückgelegt.

1) Overton, Über Parthenogenese bei *Thalictrum purpurascens*. Ber. d. Deutsch Bot. Ges., 22. Bd., 1904.

2) Merkwürdigerweise entgingen Hofmeister diese beiden auffälligen Kerne. Er sieht erst nach dem Auftreffen des Pollenschlauches am Scheitel des Embryosackes auf einmal im Mittelraume desselben zwei Kerne erscheinen. Ich komme noch später darauf zurück.

In diesem Jahre wurden frisch aufgegangene Blüten am 18. März bestäubt. An einigen davon, die am 28. März fixiert waren, konnte ich mit Sicherheit bereits Befruchtung, d. h. den Beginn der Kernverschmelzung feststellen (Fig. 5*a*). Dem Eikern liegt mit breiter Fläche ein größerer bläschenförmiger Kern an, den beiden noch immer getrennten Polkernen ein zweiter ebensolcher Kern; beide lassen gegenüber den alten Insassen des Embryosackes einen Nukleolus vorläufig vermissen. Zweifellos sind dies die beiden Spermakerne. Zwischen der Bestäubung und dem Eintritt der Befruchtung lag also in diesem Falle ein Intervall von höchstens 10 Tagen; dabei war die Witterung nicht günstig. Wenn Hofmeister schrieb: „Das Verstäuben des Pollens[1]) erfolgt bei uns gewöhnlich in der ersten Hälfte des April. Die Zeit, deren die Pollenschläuche zu ihrer Entwicklung und bis zum Vordringen zum Embryosack bedürfen, ist sehr veränderlich; offenbar in hohem Grade von der Gunst der Witterung abhängig. Die Berührung von Pollenschlauch und Embryosack erfolgte 1851 erst gegen Ende Mai, 1852 schon Anfang desselben Monats und 1855 und 1856 Mitte Mai“, so dürfte es sich wohl um ungenaue Zeitangaben handeln. 4—5 Wochen oder gar mehr brauchen die Pollenschläuche jedenfalls nicht, um ihr Ziel zu erreichen. — Während die Eizelle sich gleich nach der Befruchtung als große Blase mit wenig Plasma und großem Saftraum gegen den Embryosack deutlich abgrenzt, sind die Synergiden „verschrumpft zu einem Körper aus körniger Masse verwandelt, oft von Wurmform“ (Hofmeister); ihre Kerne sind unregelmäßig gestaltet, sichtlich desorganisiert, oft von grob schaumiger Struktur. Später zerfallen sie häufig in Teilstücke, so daß 5—6 solcher Kernfragmente in dem trüben, abgestorbenen Plasma an der Spitze des Embryosackes liegen. Einen vollen Monat hindurch ist keine weitere Veränderung zu bemerken, als daß Ei- und Polkerne mit ihren männlichen Partnern mehr und mehr verschmelzen. Trotz wöchentlich zweimaliger Stichproben konnte ich erst am 24. April an Blüten des Mistelzweiges, der am 18. März bestäubt worden war, einen Fortschritt verzeichnen. Es war die 1. Endospermteilung vollzogen, der Embryosack durch eine Querwand in zwei lange, schlauchförmige Zellen geteilt, deren riesige Kerne sehr schön (entsprechend ihrer Abstammung von einem Verschmelzungsprodukt dreier Kerne?) 3 große, behöfte Nukleolen

---

1) Der von Hofmeister gebrauchte Ausdruck „verstäuben“ legt den Rückschluß nahe, auch er habe Windbestäubung bei der Mistel angenommen.

zeigten. Dagegen war die Eizelle noch vollkommen in Ruhe, ihr Kern führte 2 Nukleolen; der Rest des Eiapparates zeigte das oben charakterisierte Aussehen (Fig. 5*b*)[1]).

Erst jetzt kommt Leben in die anfangs fast ruhende Entwicklung. Schon äußerlich wird das durch auffällige Größenzunahme des Fruchtknotens und Rundung seiner Form bemerkbar, was hauptsächlich auf intensive Teilungen des Parenchyms in einer von vornherein dichtzelligen Zone im Umkreis der Embryosäcke zurückzuführen ist[2]). Es wird das Zellmaterial für die „Samenhaut" und die späteren Schleimschichten geschaffen. Die beiden ersten Endospermkerne teilten sich erst Anfang Mai weiter; entsprechend der weit überwiegenden Längenausdehnung ihrer Zellen ist die Spindel längsgestellt, die Teilung also quer. (Zufällig traf der Schnitt auch das Ende des Embryosackes und waren in diesem die drei Antipoden noch deutlich zu sehen.)

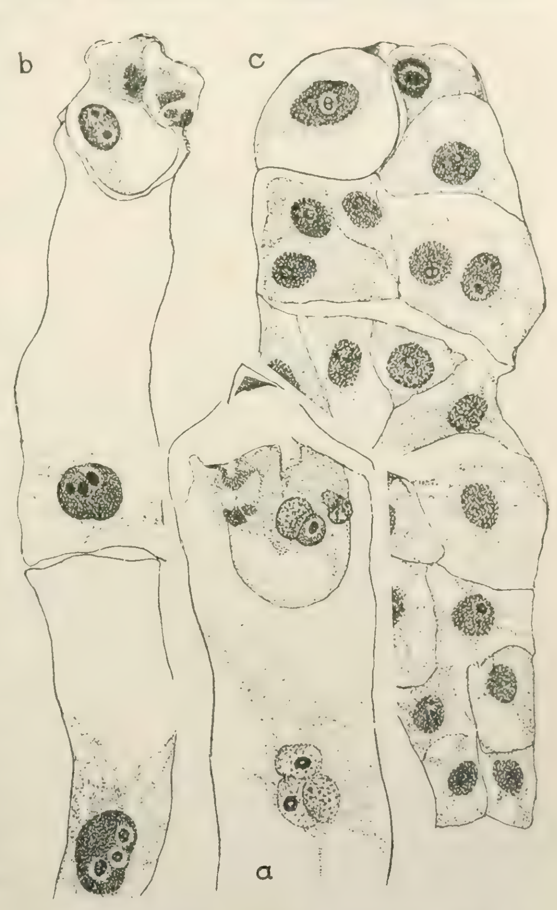


Fig. 5. Befruchtung *(a)* und Endospermbildung *(b, c)*.

1) Bei Hofmeister lautet die dieses Stadium betreffende Stelle etwas unklar: „Die erste wesentliche Veränderung, welche im Embryosacke nach Anlangen des Pollenschlauches an dessen Scheitel hervortritt, ist das Erscheinen zweier im Mittelraum desselben freischwebender, großer Zellenkerne . . . . . Dem Auftreten dieser Kerne folgt sofort die Bildung einer den Embryosack quer durchsetzenden Scheidewand zwischen beiden Kernen, welche den Sack in eine gewöhnliche längere untere und kürzere, aber geräumigere obere Hälfte teilt."

2) Bei diesen Teilungen fielen mir nebenbei synapsisähnliche Stadien auf.

Was diese und die folgenden Teilungen anbelangt, kann ich Hofmeister nur bestätigen, wenn er schreibt: „Die untere der (2) . . . Endospermzellen vermehrt sich entweder gar nicht weiter oder nur durch einige Querteilungen. In der oberen dagegen beginnt nach einigen Querteilungen Vermehrung nach allen Richtungen des Raumes, ... die den oberen Teil des Embryosackes zu einem aus vielen Zellen zusammengesetzten Endospermkörper umwandelt.“ So gewinnt der Embryosack innerhalb 4 Wochen nach der 1. Teilung breitkeulige Gestalt, wobei der schmale kurze Stiel auf den Anteil der basalen Endospermzelle bezw. deren Abkömmlinge zu beziehen ist; zugleich flacht er sich immer ausgesprochener ab, indem er gemäß der platten Form des späteren „Samens“ in die Breite wächst. Barg der Fruchtknoten, wie dies bei den zur Untersuchung verwendeten Laubholzmisteln die Regel war, zwei reife Embryosäcke und wurden diese beide befruchtet, so platten sich die aus ihnen hervorgehenden Endospermkörper in einer gemeinsamen Ebene ab, welche der Breitenausdehnung des „Samens“ entspricht und in den Seitenblüten einer Dreiergruppe parallel deren Brakteen liegt; ihre Lage ist anfangs schon äußerlich an einer leichten Abplattung der Fruchtknoten zu erkennen. Die Tatsache ist methodisch von Bedeutung, weil Eizelle bezw. Embryo und Endosperm am besten und raschesten an Schnitten zu bekommen sind, die parallel dieser Breitseite angefertigt wurden.

Während das Endosperm die bezeichnete Entwicklung nimmt, ruht die Eizelle zunächst noch immer und wächst auch gar nicht, ein Verhalten, das unmittelbar an jenes von *Balanophora* und verschiedenen *Burmannia*-[1]) Arten, wie es Ernst aufdeckte, erinnert. Je mehr der Endospermzellen werden, die schließlich die Eizelle bis auf ihre Scheitelfläche umgeben, um so schwieriger wird es infolgedessen, die Eizelle als solche zu erkennen, wenn auch ihre ungefähre Lage durch noch stets auffindbare, verschrumpfte Reste der Synergiden gewissermaßen markiert wird. Eben diese Synergidenreste suggerierten mir bei Voruntersuchungen des vergangenen Jahres die Möglichkeit, sie könnten den ganzen zugrunde gegangenen Eiapparat vorstellen, wie es Treub (nach Ernst) bei *Balanophora* annahm, und der Embryo entstünde adventiv. Indessen konnte ich dieses Jahr, die Entwicklung schrittweise verfolgend und indem ich schließlich Handschnitte einfach in ein Ge-

1) A. Ernst, Embryobildung bei *Balanophora*. Flora, 1913.

misch von Wasser und Glyzerin einschloß, worin die Membranen viel deutlicher als in Canadabalsam sichtbar blieben, die erste Entwicklung der Eizelle einwandfrei beobachten. Sie setzt auffallend spät ein. Noch an einem am 24. Mai, also fast 2 Monate nach Eintritt der Befruchtung, fixierten Objekt ist am Scheitel eines schon 23zelligen Endosperms die noch ungeteilte Eizelle zu sehen, ihr Kern allerdings — durch seine Größe hervortretend — offenbar in Vorbereitung zur Teilung (Fig. 5*c*). Daneben liegt im Präparat an der Spitze des anderen (unvollständigen) Endospermkörpers bereits ein zweizelliger Embryo. Fig. 6*a* und *b* geben Bilder von jungen Embryonen nach Glyzerinpräparaten, wobei die Endosperme nur zum Teil gezeichnet sind. Bei Fig. 6*a* ist das Endosperm

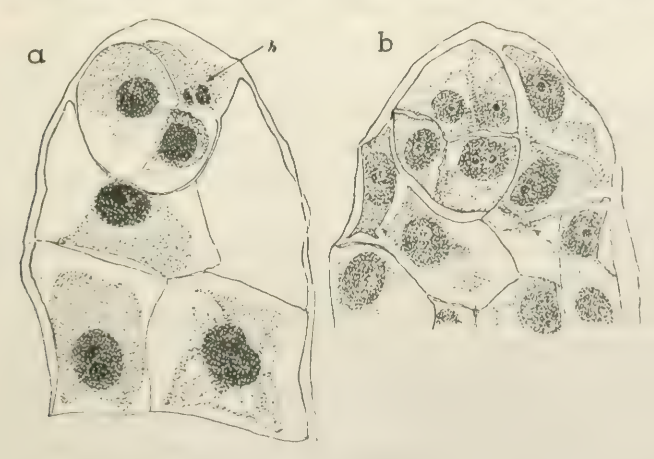


Fig. 6. Junge Embryonen.

bloß 15zellig, die Eizelle noch nicht so von Endospermzellen umdrängt, hat daher noch ganz ihre charakteristische Form, aber sie führt schon zwei Kerne, die durch eine zarte, schräge Membran getrennt sind. Der Eizelle aufliegend sind Synergidenreste *(s)*, am Grunde der basalen Zelle des Endosperms waren am Präparate noch Reste der Antipoden zu beobachten. Bei Fig. 6*b* sieht man einen etwa 6zelligen Embryo (ein Teil von ihm ist weggeschnitten), der dem Scheitel eines schon über 40 Zellen umfassenden Endosperms eingesenkt war. Die deutliche 1. Teilungswand verläuft hier (mit einem Bruch gegen die Mitte) quer, die nächstfolgenden, noch sehr zarten Membranen sind längs orientiert. Aus diesen zwei Fällen ist schon ersichtlich, daß die erste Teilung nicht immer quer erfolgt (wie Hofmeister angibt), vielmehr dürfte sich die

erste Spindel in die Richtung der größten Dimension der Eizelle einstellen, welch' letztere durchaus nicht immer in der Längsrichtung des Embryosackes gestreckt ist. So sind Fälle begreiflich, wo ich 2zellige Embryonen mit längsgestellter 1. Teilungswand fand.

Durch fortgesetzte weitere Teilungen vermehrt sich der Zellbestand des Embryos, er wächst ziemlich gleichmäßig nach allen Dimensionen und behält so noch längere Zeit die ursprüngliche, kugelige bis ellipsoide Form bei. Decaisne beobachtete an solchen Embryonen einen kleinen gefäßlosen Strang, womit sie am Scheitel des Endosperms aufgehangen seien (Taf. II, Fig. 19, 20). Ich habe nichts Derartiges, was sich als Suspensor ansprechen ließe, gefunden. Erst Mitte Juli beginnt der bis dahin ungegliederte Embryo in die Länge zu wachsen, sein abwärts gewendetes Ende verrät durch Teilung in zwei Lappen die Anlage der Kotyledonen, während der apikale Teil gegen die Oberfläche des Endosperms hin zum Hypokotyl auswächst. Über diese späten Stadien der Embryonalentwicklung bis zur Reife haben schon Treviranus und Decaisne berichtet und Bilder gebracht, diesbezüglich sei auf deren im Beginn zitierte Arbeiten verwiesen.

Haben sich zwei Embryosäcke weiterentwickelt, so stoßen die aus ihnen hervorgehenden Endosperme bei ihrem vorhin erwähnten Breitenwachstum bald aufeinander und verwachsen dann der Länge nach (die Verwachsungsnaht ist eine Zeit hindurch wohl kenntlich) zu einem einheitlichen flachen Endospermkörper von Herzform, der dann zwei Embryonen umhüllt, eine Eigentümlichkeit, die gleichfalls Decaisne schon richtig erkannt und in Abbildungen festgehalten hat (Taf. II, Fig. 27—29).

Wenn ich das Resultat der Untersuchungen ganz kurz zusammenfasse, ergibt sich:

1. Die somatischen Teilungen zeichnen sich durch relativ große Chromosome von V- oder U-Form mit langen Schenkeln aus. Die diploide Zahl beträgt 20.

2. Pollen- und Embryosackmutterzellen erfahren typische Reduktion der Chromosomenzahl. Die Reduktionsteilung verläuft in beiden teilweise etwas verschieden. In den Pollenmutterzellen werden in der Prophase der 1. Teilung Tetradengruppen gebildet; in beiden Gonotokonten zeichnen sich die Chromosome in der Anaphase

der heterotypischen Teilung durch eine charakteristische Form aus, welche mit der V-Form der Tochterchromosome während der homöotypischen Teilung in Zusammenhang steht und als vorzeitiger Ansatz zu deren Bildung verständlich ist. Die haploide Zahl beträgt 10.

3. Es findet normale Befruchtung statt, nach welcher eine mehrwöchige Pause in der Entwicklung eintritt. Hierauf bildet sich innerhalb weiterer Wochen zuerst das Endosperm bis zu einem gewissen Grade aus, dann erst beginnt die Eizelle sich zu teilen. Der Embryo ist anfangs kugelig oder eiförmig und läßt keine Gliederung in Suspensor und Proembryo erkennen.

Die Mistel entwickelt sich also nicht apogam, sondern — bei allen Eigentümlichkeiten der Entwicklung — durchaus normal amphimiktisch. Die Bildung von (embryonenführenden) Beeren an den zur Blütezeit gesackt gehaltenen weiblichen Büschen, jener Fall, der den Verdacht apogamer Entwicklung aufdrängte, kann nur auf Windbestäubung beruhen, deren Bedeutung die angeführten Abhandlungen von Heinricher hervorgehoben haben[1]).

Innsbruck, botanisches Institut, im August 1922.

1) In einer erst vor kurzem erschienenen Abhandlung über „die Blüten und die Bestäubung bei *Viscum cruciatum*" (Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., 1922, Heft 5) hat Heinricher auf viel offenkundigere Merkmale von Windblütigkeit bei dieser Mistel aufmerksam gemacht, was einigermaßen auch für das Verhalten unserer Mistel ins Gewicht fallen dürfte.

Untersuchungen über den Wasserhaushalt einiger Felsenflechten.

Von

E. Bachmann.

Mit 4 Textfiguren.

Die ersten Grundlagen der Lehre vom Wasserhaushalt der Krustenflechten sind durch die im vorigen Jahre (1921) an etlichen Kalk- und Kieselflechten ausgeführte Untersuchung[1]) gelegt worden. Allein verschiedene Fragen sind damals ungeklärt geblieben; sie zu beantworten, sind in dem vergangenen kühlen und regnerischen Sommer erneute Beobachtungen durchgeführt worden. Hierbei handelte es sich um folgende Punkte: 1. Bedeutung der Epinekralschicht und „Pseudokutikula“, 2. der Einfluß der Felsunterlage auf den Wasserhaushalt, 3. die Bedeutung der „hypothallinischen Anhänge“ von *Pannaria* und die anderer unter dem lebenden Thallus befindlicher, lückenreicher Gebilde, 4. die Höhe der aufgenommenen und abgegebenen Wassermengen, bezogen auf 1 g vom Stein befreiter Flechtensubstanz, 5. wie verläuft der Wasserhaushalt gewisser, unter gleichen Bedingungen lebender, felsenbewohnender Laubflechten? Daraus ergibt sich folgende Übersicht der untersuchten Gegenstände:

I. Laubflechten:

1. *Umbilicaria pustulata*, verglichen mit verschiedenen Brettchen und mit *Gyrophora vellea.*
2. *Gyrophora vellea*, *cirrosa*, *polyphylla*, *hirsuta* und *cylindrica.*

---

1) Bachmann, E., Zur Physiologie der Krustenflechten. Zeitschr. f. Bot., Jahrg. 14. Heft 3. Jena 1922.

II. Krustenflechten.

3. *Lecidea bullata* (mit Epinekralschicht) und *L. speira* sowie *Rhizocarpon geographicum* (ohne solche).
4. *Lecidea bullata* und *L. athroocarpa* (mit Pseudokutikula).
5. *Lecidea bullata* und *L. athroocarpa* mit *L. speira.*
6. *Lecidea bullata* auf Gneis und flechtenfreier Kontrollgneis.
7. *Rhizocarpon obscuratum* auf Quarzit und flechtenfreier Quarzit.
8. *Rhizocarpon obscuratum* auf Quarzit und auf Glimmerschiefer.
9. *Pannaria pezizoides* (hypothallinische Anhängsel) mit *Lecothecium nigrum* (abgestorbener Unterteil) und *Gyrophora vellea.*
10. *Diploschistes bryophilus* (mit abgestorbener Moosunterlage) und *D. scruposus* mit *Gyrophora vellea.*
11. Die auf 1 g Flechtensubstanz kommende Menge aufgenommenen und abgegebenen Wassers konnte bei den Krustenflechten *Rhizocarpon obscuratum* und *Lecothecium nigrum* geprüft werden. Des Vergleiches halber wurden die Umrechnungen auch auf die gleichzeitig untersuchten Laubflechten *Umbilicaria pustulata, Gyrophora vellea* und *G. cirrosa* ausgedehnt.

Abschnitt I.

Methodisches.

Um die oben genannten Laubflechten untersuchen zu können, war es notwendig, sie irgendwie zu befestigen, damit sie die vielen Ortsveränderungen ertragen konnten, ohne Schaden zu leiden, und damit sie beim Auslegen an offene Stellen nicht vom Winde weggeweht werden konnten. Denn im trockenen Zustande ist ihre Brüchigkeit so groß, daß der geringste Stoß genügt, vorspringende Randteile abzubrechen und so das Wägungsergebnis zu fälschen. Deshalb habe ich sie anfänglich auf einen Streifen dünnen, öldurchtränkten Kartons mit Canadabalsam festgeklebt und so lange erwärmt, bis der Balsam erhärtet war. Diese Befestigungsweise hatte den ersten Nachteil, daß mir die Blätter von heftigen Windstößen mitsamt den Flechten fort und auf dem unterhalb des

Fensters hinziehenden Gartenweg entlang geführt worden sind, wobei es ohne Beschädigung der Flechten nicht abgegangen ist. Zweitens hat sich gezeigt, daß der Karton trotz der Durchtränkung mit Öl ziemlich viel Tau aufnimmt, ihn langsam, bei trübem oder regnerischem Wetter überhaupt nicht ganz abgibt.

Deshalb habe ich die Thalli später in beiderseits lackierte Deckel von Zigarettenkästchen aus Weißblech gelegt. Die Seitenwände dieser Deckel dürfen kaum 5 mm hoch sein, damit sie der bewegten Luft ungehindert Zutritt zu den durchfeuchteten Flechten gestatten, wenn diese zur Bestimmung des Wasserverlusts tagelang ausgelegt werden. Die hochwandigen Unterteile derselben Kästchen sind für diesen Zweck ungeeignet, weil sie den Luftzutritt verlangsamen und, wie genaue Eintragungen kennen gelehrt haben, den Kurvenverlauf fälschen. — Bei anhaltendem Regen würde sich in den Blechbehältern Wasser ansammeln und die darin untergebrachten Flechten in unnatürliche Verhältnisse bringen; deshalb habe ich ihre Böden mittels eines Drillbohrers siebartig durchlöchert und dann mit einer ganz dünnen Vaselineschicht eingerieben. Infolgedessen bleiben nur einzelne Tropfen auf der Oberfläche stehen und verdunsten bald. Das der Unterseite adhärierende Wasser muß mit einem weichen Tuche abgetupft werden, nicht nur nach Regen, sondern auch nach Tau. — Der Vorzug dieser Unterbringungsweise wurde durch mehrere Versuche erbracht: Zuerst wurde eine auf Ölkarton befestigte *Umbilicaria pustulata* mit einer gleich großen, im Blechdeckel verwahrten auf ihre Wasseraufnahme und -abgabe untersucht. Erstere war stets größer, weil das Ölpapier mehr Wasser aufnimmt als das Blech. Bei der Verdunstung zeigte sich, daß der Blechdeckel das adhärierende Wasser spätestens am Ende des 4. Zeitabschnittes, bei direkter Bestrahlung bereits am Ende des ersten verliert, der Karton immer eine, meist mehrere Stunden später. — Zweitens wurde *Lecothecium nigrum* auf festem Devonkalk in der Blechschale den verschiedensten Bedingungen ausgesetzt und erst mitsamt seinem Behälter, darauf für sich gewogen. Als die Ergebnisse auf Millimeterpapier übertragen worden waren, zeigte sich, daß die beiden Kurven gewöhnlich schon am Ende des ersten Zeitabschnittes (früh 7 Uhr) zusammenfielen. Nur einmal, als die erste Wägung bereits um 5 Uhr vorgenommen war, vereinigten sich die beiden Kurven bei trübem Wetter erst nach 3 Stunden. — Drittens wurden gleich große Lagerstücke von *Diploschistes bryophilus* und *D. scruposus*

einerseits auf Karton, andererseits im Blechbehälter bei sternenklarer Nacht im Garten ausgelegt. Von den Kurven der beiden letzteren Flechten wurde die Nullinie um 11 Uhr, von den beiden ersteren überhaupt nicht erreicht. Man muß wohl annehmen, daß die 2 cg Wasser für *D. scruposus*, 4 cg für *D. bryophilus* wenigstens zum Teil von dem Karton festgehalten worden sind.

Gesteinbewohnende Krustenflechten sind nur dann in der Blechunterlage ausgelegt und gewogen worden, wenn gleichzeitig Laubflechten auf ihren Wasserhaushalt geprüft wurden, um beide ganz gleichen Bedingungen auszusetzen. Dabei ist aber zu beachten, daß sich die Unterseite des Steins in Berührung mit dem kalten Blech stark abkühlt; infolgedessen sammeln sich auf ihr viele und große Tautropfen an, die vor der ersten Wägung entfernt werden müssen.

Die anatomische Untersuchung aller geprüften Flechten ist an 10 μ dicken, mit Hämatoxylin gefärbten Mikrotomschnitten vorgenommen worden.

Weil mehrere Krustenflechten vergleichshalber mit Laubflechten, über deren Wasseraufnahme und -abgabe noch nichts bekannt ist, zugleich geprüft worden sind, wird es ratsam sein, diese zuerst zu besprechen, allen voran

Umbilicaria pustulata (L.) Hoffm.

Wie bekannt, ist die Unterseite dieser Flechte durch zahllose Grübchen mit verengtem Eingange, denen ebenso viele und große Pusteln der Oberseite entsprechen, ausgezeichnet. Nach Bitter[1]) sind diese Gebilde „Nebenprodukte der andere Ziele anstrebenden Bautätigkeit der Pflanzen und gereichen ihr, soweit es sich übersehen läßt, weder zum Nutzen noch Schaden“. Allerdings gibt er auf der nächsten Seite zu, daß das Emporwölben der Pusteln das assimilierende Areal der Flechte um ein Bedeutendes vergrößere. Dem ist entgegenzuhalten, daß wenigstens die vogtländischen Exemplare nur in der Scheitelfläche der Pusteln Gonidien besitzen, daß eine nennenswerte Vergrößerung der assimilierenden Fläche also für sie nicht konstatiert werden kann. Ein Tiroler Exemplar

1) Bitter, G., Über maschenförmige Durchbrechungen der unteren Gewebeschichten oder des Gesamtthallus bei verschiedenen Laub- und Strauchflechten, Berlin 1899, S. 125

zeigt zwar auch an den Seitenflächen und am Grunde Algenzellen, aber nur in einschichtiger, noch dazu unterbrochener Zone. Ob diese dem Licht wenig zugänglichen Gonidien eine erwähnenswerte assimilatorische Tätigkeit entfalten können, ist sehr fraglich. Darum erscheint es mir unwahrscheinlich, daß eine so eigentümliche Bauweise für diese auf sonnigen Hügeln und freiliegenden Irrblöcken lebende Flechte einen so fragwürdigen Nutzen haben sollte. Dagegen müssen, theoretisch betrachtet, die tiefen, engen Spalten, die wallgrabenartig um die Pusteln herumgehen, bei stärkerer Bewässerung auch die Grübchen der Unterseite imstande sein, viel mehr Wasser aufzunehmen als eine glatte Oberfläche und dieses Wasser länger festzuhalten, so daß beide Vertiefungen, die der Ober- und Unterseite, noch Feuchtigkeit führen, wenn an der Scheitelfläche der Pusteln die Verdunstung bereits weit fortgeschritten ist. Von den feuchten Stellen aus würde dann das Wasser von selbst nach den wasserärmeren dringen und dadurch die Gonidien längere Zeit im Zustande der Assimilationsfähigkeit erhalten.

Der erste Weg, diese Annahme durch den Versuch zu beweisen, führte zu keinem Ergebnis. Er bestand darin, die Vertiefungen der Oberseite mit Vaseline oder Zedernholzöl zu füllen und so für die Wasseraufnahme unfähig zu machen. Dabei gelangte leider immer so viel des Ausfüllungsmittels auf die Scheitelfläche der Pusteln, daß ich zweierlei Lager hatte, solche mit reiner und solche mit beschmierter Oberfläche. Natürlich ergaben diese eine geringere Aufnahme- und eine ebenso verlangsamte Abgabefähigkeit gegen Wasser.

Der zweite Weg war erfolgreicher: 4 Brettchen aus hartem Holz (Ahorn) von je 10 cm Länge, 5 cm Breite und 3,2 mm Dicke wurden folgendermaßen hergerichtet: In das erste wurden mittels eines Drillbohrers mit breitem Einsatz kegelförmige Vertiefungen von 3—4 mm Weite und 2—3 mm Tiefe gebohrt, eins unmittelbar neben dem anderen, 4 auf den Quadratzentimeter, 200 auf der ganzen Unterseite; so entstand die „Grübchenseite" des Brettes. Darauf wurden mit einer scharfen Säge von 1 mm Blattdicke in die gegenüberliegende Seite des Brettchens Rinnen 2—3 mm tief eingeschnitten, so daß sie zwischen den Grübchenreihen entlang liefen. Diese geradlinigen Rinnen, und zwar 9 lange und 19 kurze, sind eine unvollkommene Nachahmung der kreisförmig verlaufenden Wallgräben der Flechtenoberseite. Als Gegenstück zu diesem Rinnen-Grübchenbrett (R-G) blieb ein zweites, gleich großes Brett-

chen auf beiden Seiten völlig glatt (gl). Ein drittes wurde nur mit Rinnen, ein viertes bloß mit Grübchen ausgestattet (R und G). Zur Prüfung der Wasseraufnahme und -abgabe wurden diese vier Brettchen hierauf gleichzeitig mit *Umbilicaria pustulata* und *Gyrophora vellea* den verschiedensten Bedingungen ausgesetzt, wobei den Brettchen Schlingen von verzinktem Eisendraht untergelegt worden sind, damit die Verdunstung an ihrer Unterseite ebensogut vor sich gehen könne, wie bei der mit einem Stielchen am Felsen befestigten Flechte. — Von jeder Laubflechte wurden Lager von solcher Größe in das Zigarettenkästchen gelegt, daß sie dasselbe im durchfeuchteten Zustande gerade ausfüllten und dann die gleiche Oberfläche wie die Brettchen besaßen. Bei Regen mußte auch ihnen eine Drahtschlinge untergelegt werden, damit das Wasser durch die Sieblöcher ablaufen konnte.

Aus den Versuchen konnten folgende Haupttatsachen abgeleitet werden: 1. Das Rinnengrübchenbrett nimmt unter allen Umständen mehr Wasser auf als das Rinnen-, noch mehr als das Grübchen- und viel mehr als das glatte Brett. 2. Die Wasserabgabe erfolgt so, daß das R-G-Brett zwar in gleichen Zeitabschnitten die absolut größten, das glatte die kleinsten Wassermengen verliert. Dieses erreicht jedoch die Nullinie früher als jenes oder ist schon auf ihr angelangt, wenn die Kurve für jenes noch hoch über ihr steht. 3. Nach starkem Wasserverlust besitzt das R-G-Brett eine viel größere Aufnahmefähigkeit für Wasserdampf als das gl-Brett und auch eine größere als das R- und besonders das G-Brett.

Am besten wird das Verhalten der vier Brettchen an einem Beispiel erläutert: Am 13. Mai ist während des ganzen Vormittags bis 1 Uhr ein leiser Regen niedergegangen; dann hellte es sich auf, wurde zwischen 3 und 5 Uhr sogar ganz heiter, nur zuletzt wieder etwas trübe; aber mit Ausnahme eines 5 Minuten langen Regenschauers an der Grenze der 2. und 3. Nachmittagsstunde verlief der Nachmittag regenlos. Die vier Brettchen, *Umbilicaria pustulata* und *Gyrophora vellea* wurden während der ganzen Zeit der Witterung auf der offenen Veranda vor dem Südzimmer meiner Wohnung ausgesetzt. — Wie Fig. 1 *A* erkennen läßt, zeigen die vier Bretter bis 1 Uhr eine steigende Gewichtszunahme, aber nur das R-G bis 11 Uhr einen gleichmäßigen Anstieg. Hingegen ist bei den drei anderen Brettern der Anstieg von 9 Uhr an wesent-

lich geringer als im ersten Zeitabschnitt, am geringsten beim gl, am wenigsten gering beim R. Im dritten Zeitabschnitt, zwischen 11 und 1 Uhr, zeigt die Kurve des R-G bei ganz schwachem Regen nur den 6. Teil des Anstiegs, den sie in demselben Zeitraum vorher (9—11 Uhr) erreicht hatte. Um 1 Uhr wird der Wasserverlust infolge von Verdunstung in der Kurve bemerkbar, bis 2 Uhr schwach, hierauf bis 5 Uhr stärker, weil mit der Aufhellung des Wetters die Aufnahmefähigkeit der Luft für Wasserdampf größer geworden ist. Die Verlangsamung der Wasserabgabe in der letzten Stunde hat zwei Gründe: 1. die zunehmende Trübung des Wetters mit einigen Regentropfen, 2. der vorangegangene reichliche Wasserverlust. — Vergleicht man die Bretter unter sich, so zeigt R-G die größte Aufnahmefähigkeit für Wasser, aber auch die stärkste Verdampfungsfähigkeit. Seine Aufnahmefähigkeit verhält sich zu der von gl wie 652 : 260, die Menge des zwischen 1 und 6 Uhr abgegebenen Wassers wie 242 : 119; d. h. jene ist $2^1/_2$ mal, die Abgabeneigung 2 mal größer als bei gl. Infolgedessen sinkt am nächsten Tage die Kurve von gl bereits um 12, die von R-G erst um 2 Uhr auf die Nullinie[1]) herab.

Ganz anders ist der Verlauf der Kurve nach Tau und bei darauffolgender direkter Bestrahlung: die Aufnahmefähigkeit des R-G übertrifft die des gl fast um das Doppelte. Um 11 Uhr hat gl das aufgenommene Wasser verloren, ist um 12 Uhr bereits 16, um 2 Uhr 30 mm (1 mm = 0,1 g) unter Null gesunken, während die Kurve von R-G erst gegen 12 Uhr die Nullinie schneidet, bis 12 Uhr 0,08 g, bis 2 Uhr 0,12 g seines Vorratwassers verloren hat. Darauf beginnt sofort bei heiterem Wetter, aber geschützt vor direkter Bestrahlung, steiler Anstieg der Kurve, so daß sie abends 6 Uhr 30 mm über der Nullinie ankommt, die von gl aber noch 11 mm unter ihr stehen bleibt. Diese ganz hervorragende Neigung, Wasserdampf aufzunehmen, ist ein zweites Kennzeichen des R-G-Brettchens. Sie zeigt sich auch in folgendem Fall: Nachdem die vier Bretter in einem Flechtenschrank des Südzimmers ein volles Vierteljahr unbenutzt gelegen hatten, wurde bei einer erneuten Wägung gefunden, daß R-G 37 g Wasserdampf aufgenommen, gl aber sein Nullgewicht beibehalten hatte. — Am 18. August erhob sich zwischen 11 und 18 Uhr durch Wasserdampf-

1) Als Nullpunkt habe ich in diesem Falle das Gewicht angenommen, das die vier Brettchen anzeigten, nachdem sie 2 Stunden lang auf 45°, d. h. auf die Temperatur erwärmt worden waren, die im vorigen Jahre als Maximum festgestellt worden ist.

aufnahme das Gewicht von R-G um 56, das von gl um 36 cg. Am nächsten Tage betrugen die beiden Größen bloß 4 und 0 cg. Der große Unterschied zwischen dem 18. und 19. August erklärt sich daraus, daß die Bretter am ersten Tage durch direkte Bestrahlung viel Wasser verloren, am zweiten Tage aber (durch Regen reichlicher mit Wasser versorgt, im Laufe des Tages gar nicht direkt bestrahlt) ihre Kurven über der Nullinie gehalten hatten. Darum

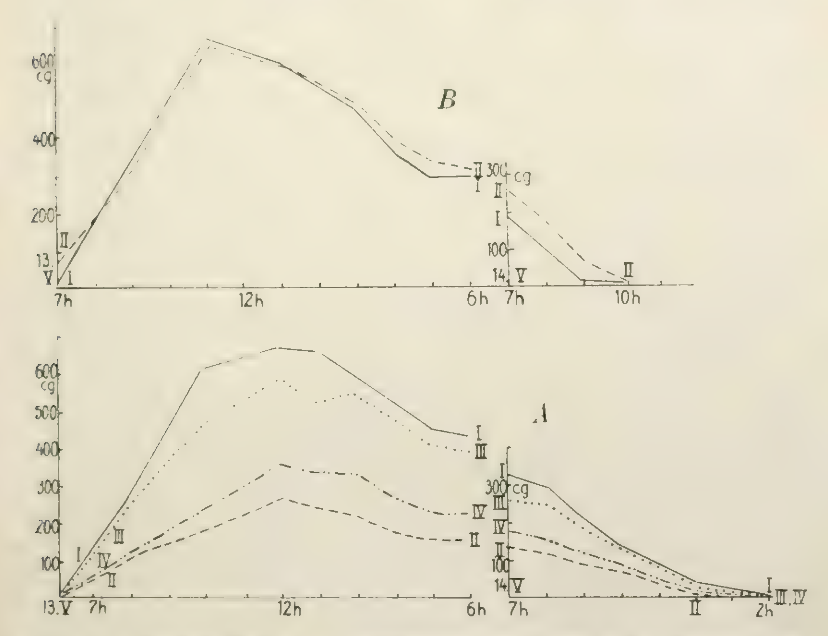


Fig. 1. Die Ordinaten geben die Wasseraufnahme an, 0,5 mm der Ordinatenachse bedeutet 0,1 g Wasser. Die Abszissenachse gibt die Zeiten an. — *A: I* = Rinnengrübchenbrett, *II* = glattes Brett, *III* = Rinnenbrett, *IV* = Grübchenbrett. — *B: I = Umbilicaria pustulata; II = Gyrophora vellea.* Wasseraufnahme bei anhaltendem Regen von 7—1 Uhr am 13. Mai; zwischen 11 und 1 Uhr läßt der Regen nach, gegen 3 Uhr kurzer Regenschauer, sonst zwischen 1 und 5 Uhr meist heiter, dann bewölkt. Nacht vom 13. zum 14. Mai regenfrei; die Präparate auf der offenen Veranda unter Glasglocken untergebracht, 7—2 Uhr (14. Mai) Witterung wechselnd, regenfrei.

endigen sie am 19. August fast auf gleicher Höhe wie am 18. In der Nacht vom 6. zum 7. Mai hatten die beiden Bretter beim Liegen auf der offenen Veranda in 10 Stunden 44 und 41 cg Wasserdampf aufgenommen, die Aufnahme würde sicherlich noch viel beträchtlicher gewesen sein, wenn sie auf dem kalten Erdboden des Gartens, in dem sehr starker Tau herrschte, ausgelegt worden wären. —

Das ist in der Nacht vom 7. zum 8. August bestätigt worden, in der durch Tauaufnahme R-G um 125, gl um 79 cg schwerer geworden ist.

Vergleicht man damit die Flechte *Umbilicaria pustulata*, so fällt zuerst die große Übereinstimmung ihrer Kurve mit der des R-G-Brettchens am 13. Mai auf (Fig. 1*B*). Nur in zwei Punkten unterscheidet sich die Flechte von dem gleichgestalteten Brett: 1. Ihre Kurve erreicht den höchsten Punkt bereits um 11, statt um 1 Uhr, obgleich es während der Zeit noch weiter geregnet hat. Aber der Regen war so schwach geworden, daß der durch ihn verursachte Gewichtszuwachs hinter dem durch Verdunstung bewirkten Verlust zurückgeblieben ist. Das ist bei den vier Brettchen nicht der Fall, nicht einmal bei dem R-G, obwohl dessen Zuwachs nur gering ist. Daraus geht hervor, daß die *Umbilicaria* das aufgenommene Regenwasser schneller und leichter abgibt als das R-G. 2. Dies wird auch durch den abfallenden Schenkel ihrer Kurve bestätigt: er ist etwas steiler als der des Vergleichsbrettes und endigt 292 cg über der Nullinie, der des R-G jedoch 430 cg. In der darauffolgenden Nacht verliert die Flechte 118 cg, das Brett 102 cg, in den beiden ersten Morgenstunden des folgenden Tages (14. Mai) jene 187, dieses 122 cg. Eine Stunde später, um 10 Uhr, hat die Flechte die Nullinie erreicht, wogegen die Kurve des R-G noch 132 cg über ihr steht; bis zum Abend sinkt sie um weitere 101 cg, steht demnach am Schluß des Tages noch 31 mm über ihr. Vom gl wird die Nullinie bereits um 12 Uhr erreicht und hierauf bis 2 Uhr um 7 cg unterschritten.

Kurz, bei fast gleicher Aufnahmefähigkeit ist der Widerstand gegen die Abgabe des Wassers bei dem R-G größer als bei der Flechte, aber auch wesentlich größer als bei dem gl. Ganz anders wird das Verhältnis, wenn man diese Fähigkeiten auf 1 g Stoff umrechnet, also sich fragt, wieviel Wasser nimmt 1 g Flechtensubstanz, 1 g R-G, 1 g des gl auf und wieviel gibt jedes von ihnen in gleichen Zeiträumen ab?

Wie nebenstehende Tabelle zeigt, ist nur bei starkem Tau die Wasseraufnahme und -abgabe der Flechte geringer als die der beiden Bretter; bei andauerndem Regen nimmt sie fast genau so viel Wasser auf wie das 9mal schwerere R-G und über doppelt so viel wie das 12mal schwerere gl. Bei schwachem Frühregen ist der Gewichtszuwachs der *Umbilicaria* sogar etwas größer als der des R-G und wieder doppelt so groß wie der des gl. Auf 1 g Trocken-

substanz bezogen, beträgt jedoch der Gewichtszuwachs der Flechte bei Regen das 5—6fache von dem des R-G, das 12—21fache von gl, nach starkem Tau aber bloß das $2^1/_2$- bezw. $5^1/_2$fache. — Dementsprechend ist auch der Wasserverlust der *Umbilicaria* mehrmals größer als der des R-G, vielmal größer als der des gl, doch sind die Verlustzahlen der Flechte durchweg etwas kleiner als die Aufnahmezahlen, während es beim gl umgekehrt ist, ausgenommen nach direkter Bestrahlung (19. August). Unter ihrer Einwirkung ist der Wasserverlust beider Brettchen, auf 1 g Trockengewicht bezogen, geringer als die Aufnahme, aber auch die *Umbilicaria* hat an diesem Tage nur $^4/_5$ des früh aufgenommenen Wassers verloren, genau

wirkliche in cg					auf 1 g Trockensubstanz		
Umbilicaria	R-G	gl			*Umbilicaria*	R-G	gl
Wasseraufnahme							
84	157	104	bei starkem Tau,	13. August	42,0	16,2	8,2
400	380	208	bei schwachem Frühregen,	19. August	200,0	39,2	16,3
652	650	260	nach andauerndem Regen,	13. Mai	433,0	67,2	20,3
Die Wasseraufnahme der *Umbilicaria pustulata* = 100 gesetzt:							
100	187	123	wie oben		100,0	38,6	17,9
100	95	52			100,0	19,6	8,2
100	100	40			100,0	15,5	4,7
Wasserabnahme							
76	151	112	vormittags regnerisch, nachmittags heiter		38,0	15,6	8,8
326	291	175	zeitweise heiter, direkt bestrahlt		162,4	31,1	13,1
654	656	279	wechselnd, nicht direkt bestrahlt		436,0	68,0	23,7
Die Wasserabgabe der *Umbilicaria pustulata* = 100 gesetzt:							
100	199,0	148	wie oben		100,0	41,0	23,0
100	90,0	54			100,0	19,0	8,1
100	100,3	48			100,0	15,6	5,4

81 %, R-G = 79 %, gl = 80 %. Hiernach könnte es scheinen, als wäre die Flechte sogar dem gl gegenüber im Nachteil, erreicht ihre Kurve doch überdies ihren tiefsten Punkt um 10 Uhr, die beiden Brettchen erst 1 Stunde später. Jene bleibt aber 8 mm über, die des R-G 6 mm über der Nullinie, die des gl sinkt aber 8 mm unter sie. Durch Aufnahme von Wasserdampf erhebt sich die Flechtenkurve bei trüb gewordenem Wetter bis zum Abend auf 27 mm, R-G auf 62, gl auf 26 mm über Null. Die Gesamtmenge des absorbierten Wasserdampfes beträgt bei den drei Objekten 19, 56 und 34 cg, auf 1 g Trockensubstanz bezogen jedoch 9,5, 5,7 und 2,8 cg.

Es ist erstaunlich, welche Mengen Wasserdampf die Flechte trotz ihres geringen Gewichts dank ihrer großen Oberfläche aufzunehmen vermag. Es ist bemerkenswert, daß sie damit zu einer Zeit beginnt (11 Uhr), in welcher die Brettchenkurven ihren tiefsten Punkt erreicht haben, so daß die Flechtenkurve 1 mm über der des R-G, 18 mm über der des gl steht.

Der einzige Nachteil der Flechte, ihre geringere Wasseraufnahme bei starkem Tau, erklärt sich meines Erachtens daraus, daß die Holzbretter einen viel kompakteren Bau besitzen, sich darum stärker abkühlen, infolgedessen mehr Wasserdampf auf ihrer Oberfläche verdichten und diese Tropfen dann verschlucken können. Der erwähnte Nachteil wird jedoch dadurch ausgeglichen, daß im Laufe des Vormittags bei zeitweise direkter Bestrahlung die Wasserabgabe des gl größer ist als seine Aufnahme. Beim R-G ist die Wasserabgabe wenigstens relativ größer (bezogen auf 100 Gewichtsteile Flechtenzuwachs = 199) als die Aufnahme (187).

Demnach sind es vor allem drei Eigenschaften, durch die *Umbilicaria pustulata* ausgezeichnet ist: 1. ihre große Aufnahmefähigkeit für flüssiges Wasser, 2. die Schnelligkeit, mit der sie nach dem Austrocknen Wasserdampf verschluckt, 3. der Widerstand gegen die Abgabe von Wasser nach Tau und überhaupt bei mittlerem Wassergehalt. Dadurch wird es ihr ermöglicht, ihren Wassergehalt an ihren den Sonnenstrahlen sehr ausgesetzten Standorten möglichst lange über der Nullinie zu erhalten und der Assimilationstätigkeit obzuliegen.

Diesen wichtigen Vorzug verdankt sie hauptsächlich ihrer Oberflächenbeschaffenheit, zum kleineren Teil ihrem anatomischen Bau: Die durchschnittliche Mächtigkeit des Lagers beträgt bei den vogtländischen Exemplaren nur 215 μ, bei einem Tiroler Lager sogar

bloß 145 μ; davon kommen auf die zerklüftete Pseudokutikula etwa 19 μ, auf die Rinde 40 μ, Gonidienzone 41,3 μ, auf das Mark 100 μ, die unterseitige Rinde 7,7—38,7 μ. Bei der Tiroler Flechte sind alle Schichten schwächer, vor allem die Gonidienzone mit 26,4 μ und das Mark mit 64 μ. Gonidien finden sich in den vogtländischen Exemplaren bloß in den Kuppen der Pusteln, bei der Tiroler Flechte auch an den Seitenwänden und am Grunde der wallgrabenartigen Vertiefungen. Die Pseudokutikula sowohl als auch die Rinde enthalten abgestorbene, entleerte Gonidien, jene in stark zusammengepreßtem Zustande; man kann demnach hier von einer schwachen Epinekralschicht sprechen. Ihr ist vielleicht der Widerstand gegen die Abgabe von Wasser bei niedrigem Wassergehalt zuzuschreiben.

Die beiden anderen Vorzüge der *Umbilicaria* können besser aus ihrer eigenartigen Oberflächengestalt erklärt werden; denn ihr anatomischer Bau, die Dünne ihres Lagers, die geringe Mächtigkeit und Dichte ihres Markes verweisen sie in eine Reihe mit den dünnen *Gyrophora*-Arten, an deren Spitze ich *G. cirrosa* stelle, während sie physiologisch der derbhäutigen *G. vellea* ähnelt. Die Kurven dieser beiden Laubflechten *(U. pustulata* und *G. vellea)* fallen fast genau zusammen (Fig. 1 *B*), obschon die *Gyrophora* eine glatte Oberfläche besitzt; dafür hat sie in ihrem anatomischen Bau Eigentümlichkeiten, die jene anderen ersetzen. Dasselbe physiologische Verhalten ist hier auf verschiedenen Wegen verwirklicht worden, wie sich aus der näheren Betrachtung von fünf untersuchten *Gyrophora*-Arten ergeben wird.

Gyrophora.

Von den fünf untersuchten Arten stehen *G. vellea* (L.) Ach. und *G. cylindrica* (L.) Ach. auf der ersten, *G. cirrosa* (Hoffm.), *G. hirsuta* Ach. und *G. polyphylla* (L.) Ach. auf der zweiten Stufe; sie wogen 2,39, 1,80, 1,10, 0,92 und 0,95 g.

Gyrophora vellea ist an einem Tiroler, von Arnold gesammelten und bestimmten Exemplar geprüft worden. Sie besitzt eine durchschnittliche Mächtigkeit von 348 μ, ohne die unterseitigen Zotten; davon kommen 70,3 μ auf die Gonidienzone und 190,5 μ auf das Mark, das in seiner ganzen Mächtigkeit ein farbloses, völlig dichtes Gewebe von dickwandigen, plasmaarmen Hyphen darstellt und sich dadurch von dem typischen Mark anderer Laub-

flechten so auffallend unterscheidet, daß frühere Bearbeiter der Gattung *Gyrophora*[1]) nicht zu entscheiden gewagt haben, ob es als Rinde oder als Mark anzusprechen sei. Im Grunde ist das auch gleichgültig; ich bezeichne es als dichtes Mark, weil es sich auch in die Zotten fortsetzt, gleich dem Mark der Parmeliaceen in die Rhizoiden, von denen niemand behaupten wird, daß sie nur aus Rinde bestünden, und weil es Funktionen ausübt, die der Rinde nicht zukommen. Den letzten Abschluß nach unten bildet dann die Rinde, aus braunwandigen, inhaltsleeren Zellen bestehend, deren Gesamtheit darum von Lindau als Detritus bezeichnet wird.

Den Gegensatz zu diesem Lagerbau findet man bei *G. cirrosa*, deren Lager sich schon äußerlich von dem starren, dicken der *G. vellea* unterscheidet. Legt man beide in eine mehrere Millimeter hoch mit Wasser bedeckte Entwicklerschale, so saugt sich *G. cirrosa* viel schneller voll als *G. vellea* und ist darum nach wenigen Minuten aufgequollen und biegsam, während *G. vellea* diese Eigenschaften erst später annimmt. Beim darauffolgenden Eintrocknen rollt sich *G. vellea* so stark zusammen, daß man von ihrer Oberseite gar nichts mehr sieht, was *G. cirrosa* nicht oder in viel geringerem Grade tut. Der Grund hierfür liegt darin, daß sich das dichte Mark beim Eintrocknen nicht so stark zusammenzieht, wie die lückenreichen, oberseitigen Schichten, wovon man sich leicht überzeugen kann, wenn man ein einige mm^2 großes, flaches, angefeuchtetes Stück des Lagers parallel mit der Oberfläche in zwei Blätter spaltet und diese auf einem Objektträger in völlig aufgequollenem, einen Tag später in gänzlich ausgetrocknetem Zustande mißt. Dann verhalten sich die Maßverkürzungen in der oberseitigen Hälfte zu denen der unterseitigen wie 76 : 81, in einem anderen Falle wie 80 : 84. Das heißt, bei der Wasserzuführung hat die poröse obere Lagerhälfte mehr Wasser aufgenommen als die dichte untere, und sich darum stärker ausgedehnt, so daß sich das Lager platt legt. Beim Austrocknen gibt die obere Hälfte nicht allein das Wasser schneller, sondern auch reichlicher ab, verkürzt sich darum stärker als die Unterseite, und das muß zur Einrollung führen. Bei *G. cirrosa* ist das dichte Mark viel weniger mächtig als bei *G. vellea*, und darum unterbleibt die Einrollung oder vollzieht sich in viel schwächerem Grade.

Bei *G. cirrosa* aus dem Erzgebirge beträgt die Gesamtmächtig-

---

1) Lindau, Gustav, Beiträge zur Kenntnis der Gattung *Gyrophora*. Berlin 1899.

keit im Mittel 121,4 μ, wovon auf das Mark 71 μ kommen; dagegen fand ich bei einer kräftigeren, aus Ungarn stammenden Flechte 241 bezw. 121 μ. Da jedoch die physiologischen Versuche mit der erzgebirgischen Flechte ausgeführt worden sind, gelten deren Maße für den Vergleich. Nach oben hin ist ihr Lager ebenso wie das der *G. vellea* durch eine schwache Epinekralschicht abgeschlossen. Ähnliche Dickenverhältnisse wie bei *G. cirrosa* herrschen auch noch bei *G. polyphylla* und *hirsuta*, während *G. cylindrica* aus dem Harz mehr der *G. vellea* gleicht. Bei den Wasserhaushaltsversuchen fallen die Kurven der letzten beiden zusammen und sind durch einen deutlichen Zwischenraum von denen der drei anderen Arten getrennt, deren Kurven so eng zusammenfallen, daß die zeichnerische Darstellung sehr schwierig geworden wäre, wenn ich sie alle drei hätte eintragen wollen; ich habe mich deshalb auf die von *G. cirrosa* beschränkt. — Wie *Umbilicaria pustulata*, so besitzen auch alle *Gyrophora*-Arten ein so hohes Aufnahmevermögen für Regenwasser, daß beim Eintragen der Werte in das Millimeterpapier 1 mm der Ordinate = 0,1 g gesetzt werden mußte. Nach Tau oder beim Verweilen im Garten bei bewölktem Himmel ist der Gewichtszuwachs wesentlich geringer, so daß die Kurven in dem für Krustenflechten gebrauchten Maßstab (1 mm = 0,01 g) dargestellt werden konnten[1]).

Wie sich die beiderlei Arten bei Regenwetter verhalten, zeigen folgende Beispiele: Am 16. August früh 6½ Uhr hatte das Lager von *G. vellea* nach wiederholten, zuletzt unterbrochenen Regenfällen 161, *G. cirrosa* 224 cg Wasser behalten. In den darauffolgenden 2½ Stunden bis 9 Uhr früh stieg bei fortgesetztem, leisem Regen die erste noch um 334, die zweite um 225 cg, so daß jene 495, diese 447 cg über dem Nullpunkt stand. Bei andauerndem Regen nimmt demnach der dickere Thallus von *G. vellea* mehr Feuchtigkeit auf als der nur halb so dicke von *G. cirrosa*. — In den darauffolgenden Vormittagsstunden gibt *G. vellea* weniger Wasser ab als *G. cirrosa;* die Verlustziffern verhalten sich wie 3 : 4, in den 6 Nachmittagsstunden aber wie 8 : 7. Die Gesamtabgabe ist bei beiden gleich (263 und 262 cg). *G. vellea* schließt mit einem Überschuß von 236, *G. cirrosa* mit einem von 185 cg. Daraus geht hervor, daß *G. cirrosa* nach reichlicher Durchtränkung mit Regenwasser bei trüber Witterung

1) Die Kurven über den Wasserhaushalt der fünf *Gyrophora*-Arten konnten nicht mit veröffentlicht werden. Meine Zeichnungen stehen jedem, der sich für sie interessiert, zur Verfügung.

das aufgenommene Wasser anfangs schneller abgibt, weniger festhält als *G. vellea.* Auch in den darauffolgenden 13 Nachtstunden und den beiden ersten Morgenstunden bleibt der Wasserverlust dieser Flechte hinter dem der ersten etwas zurück, um sofort ins Gegenteil umzuschlagen, als von da an (9 Uhr) direkte Bestrahlung beginnt. In den 2 Stunden von 9—11 verliert *G. vellea* fast doppelt so viel Wasser wie *G. cirrosa,* so daß beide am Ende dieser Zeitspanne 32 und 32,5 mm unter der Nullinie stehen, obschon diese von *G. cirrosa* bereits kurz nach 8 Uhr, von *G. vellea* erst kurz vor 9 Uhr unterschnitten worden war. Um 11 Uhr beginnt bereits die Aufnahme von Wasserdampf, für *G. cirrosa* bis 4 Uhr kaum merkbar, für *G. vellea* bis 12 Uhr in deutlichem Anstieg, weil in der letzten Vormittagsstunde die direkte Bestrahlung aufgehört hatte. Als zwischen 12 und 2 Uhr die Sonne wieder hervortritt und die Flechten im Südzimmer deren Strahlen, vor Wind geschützt, ausgesetzt werden, sinkt ihr Wassergehalt nochmals auf den vorigen Stand herab, um von da an, besonders aber zwischen 4 und 6 Uhr, beim Aufenthalt im Nordzimmer schneller an Gewicht zu steigen; *G. vellea* nimmt 11, *G. cirrosa* 5 cg Wasser auf, jene endet 18, diese 24 mm unter der Nullinie.

Das Verhalten in den Vormittagsstunden zeigt, wie empfindlich diese Flechten gegen Temperaturschwankungen und Bewölkungsänderungen sind, daß ferner *G. vellea* gegen direkte Bestrahlung empfindlicher ist als *G. cirrosa,* vorausgesetzt daß ihr Wassergehalt noch wesentlich größer ist; aus dem Verhalten in den Nachmittagsstunden ist zu sehen, daß *G. vellea* die infolge direkter Bestrahlung erlittenen Verluste durch erhöhte Wasserdampfaufnahme leichter ausgleicht als *G. cirrosa,* sobald die direkte Bestrahlung aufhört.

Diese große Empfindlichkeit gegen direkte Bestrahlung hat *G. vellea* auch am 24. Mai gezeigt: nachdem sie bei starkem Tau ebensoviel Wasser aufgenommen hatte wie *G. cirrosa,* wird ihre Kurve bereits um 8 Uhr von der *cirrosa*-Kurve überschnitten. Beide sinken dann fast gleichzeitig ($8^1/_2$ Uhr) unter die Nullinie, *G. vellea* bis 9 Uhr 4, bis 12 Uhr 12 mm, *G. cirrosa* nur 2 und 5 mm. Um 6 Uhr abends befindet sich jedoch die *vellea*-Kurve nur noch 1 mm unter der *cirrosa*-Kurve, d. h. jene hat sich zwischen 2 und 4 Uhr um 10, diese nur um 4 mm gehoben. Diese hohe Aufnahmefähigkeit für Wasserdampf in den Abendstunden teilt *G. cylindrica* mit *G. vellea,* übertrifft sie sogar noch und endigt darum an diesem Tage mit 3 cg über Null, *G. vellea* 2 cg unter Null.

Dieselbe Tatsache ließ sich am 25. Mai beobachten, als die Flechten über Nacht ausgelegt worden waren; bei bewölktem Himmel hatte sich überhaupt kein Tau gebildet. Trotzdem ist *G. vellea* gegen den vorangegangenen Abend um 59, *G. cylindrica* um 56, *G. cirrosa* um 39 cg schwerer geworden. Noch etwas geringer sind die Gewichtszunahmen von *G. polyphylla* und *hirsuta*, so daß sich auch hier wieder die obige Gruppierung der fünf *Gyrophora*-Arten als richtig erweist. Die Wasserabgabe erfolgt bei teils heiterem, teils bewölktem Himmel, vor direkter Bestrahlung dadurch geschützt, daß die Flechten vor das Fenster des Nordzimmers gelegt worden sind. Bei *G. vellea* verläuft sie von Anfang an schneller und verhältnismäßig reichlicher als bei den beiden anderen Flechten, so daß diese um 12 Uhr 7 mm, *G. cirrosa* und die beiden anderen physiologisch verwandten Arten 3,5 mm über der Nullinie angelangt sind, und dabei bleibt es im wesentlichen bis 6 Uhr abends.

Kurz, starke Wasseraufnahme bei andauerndem Regen, reichliche Aufnahme von Wasserdampf in den Abendstunden und in bewölkten Nächten, geringe Wasserabgabe in den frühesten Morgenstunden zeichnen die beiden *Gyrophora*-Arten mit dickem Lager aus. Der Grund hierfür ist meines Erachtens darin zu suchen, daß sie in ihrem ungewöhnlich mächtigen, „dichten Mark" ein Organ besitzen, das gleich dem Holz der oben besprochenen Brettchen viel flüssiges Wasser in seinen Wänden aufspeichern, aber in ausgetrocknetem Zustande auch viel Wasserdampf absorbieren kann und ihn auch noch festhält, wenn das in den oberflächlichen Schichten enthaltene Wasser verdunstet ist oder wenn die dünnhäutigen und darum schneller durchwärmbaren Lager der anderen Arten ihr Wasser größtenteils abgegeben haben. Die Flechte würde jedoch keinen Nutzen davon haben, wenn das Wasser im dichten Mark verbliebe; das geschieht aber nicht, sondern es entweicht in Dampfform nach oben, umgibt die Gonidien mit einer wasserdampfhaltigen Atmosphäre und ermöglicht es ihnen so, die Assimilation fortzusetzen, nachdem sich der Wasservorrat ihrer Umgebung schon erschöpft hat. Das, was hier das Mark besorgt, leisten in dem dünnen Lager der *Umbilicaria* die Grübchen und Rinnen der Unter- und Oberseite. Daß hierbei, beim Aufnehmen, Festhalten und bei der Weiterleitung des Wassers die Rinnen wertvoller sind als die Grübchen, lehrt ein Vergleich ihrer Kurven (Fig. 1 *B*) und erklärt sich daraus, daß die

Rinnen nur einen kleinen Bruchteil eines Millimeter weit, die Grübchen aber mehrere Millimeter weit sind.

Äußerlich macht sich die allmähliche Wasserabgabe an den untersuchten Laubflechten in verschiedenen Stufen kenntlich: die erste ist der Verlust des Glanzes auf der Oberfläche. Solange die Flechte glänzt, fühlt sie sich ganz weich an und leistet dem drückenden Finger keinen Widerstand. Später fühlt sie sich etwas weniger weich an, der Widerstand gegen den Druck wird immer größer: sie fühlt sich knorpelig an. Noch später gibt sie beim Druck zwar nach, aber läßt ein leises Knirschen vernehmen. Dann, ungefähr wenn die Nullinie erreicht ist, wird das Lager starr, zuletzt so starr, daß es bricht, wenn man den Druck übertreibt.

Berechnet man Wasseraufnahme und -abnahme auf 1 g Trockensubstanz, so zeigt sich, ähnlich wie bei *Umbilicaria* und dem R-G, daß die dickhäutigen *Gyrophora*-Arten weniger Wasser aufnehmen, aber auch weniger Wasser abgeben, besonders in den ersten Morgenstunden, als die drei dünnhäutigen.

Abschnitt II.

Wasseraufnahme und -abgabe auf 1 g Trockensubstanz bezogen bei Laub- und Krustenflechten.

Nach den bisherigen Erfahrungen weisen die Laubflechten in ihrem Wasserhaushalt viel höhere Zahlen auf als die Krustenflechten, mußte doch sogar für die graphische Darstellung desselben ein 10 mal kleinerer Maßstab gewählt werden. Das hat sich auch bestätigt, als *Umbilicaria pustulata* mit *Lecanora badia* (Tirol), der aufnahmefähigsten Kiesel-, und *Amphoridium Hochstetteri*, der aufnahmefähigsten Kalkflechte, verglichen wurde: bei anhaltendem Regen hatte die Laubflechte 4 mal mehr Wasser aufgenommen als die Kiesel-, 5 mal mehr als die Kalkflechte; nach starkem Tau verhielten sich die Größen wie 6 : 3 : 2. Die Regenaufnahme war am 25. Mai zwischen 4—5 Uhr nachmittags erfolgt, bis abends 8 Uhr hatte die Laubflechte von 646 cg Wasser 289 cg, bis zum nächsten Tage früh 7 Uhr 486 cg abgegeben. Für *Lecanora badia* betrugen diese drei Größen 151, 115 und 128, für *Amphoridium* 133, 89 und 104 cg. Am Abend desselben Tages (26. Mai) endigten die drei Kurven 0, 8 und 13 cg über der Nullinie. Die Flechte also, die am wenigsten Wasser aufgenommen hatte, hat davon dank

der Porosität des von ihr bewohnten Gesteins am meisten, die Laubflechte am wenigsten behalten. Einen unmittelbaren Vergleich gestatten die angeführten Größen jedoch nicht, weil dem Eigengewicht der Laubflechte (1,55 g) das Gesamtgewicht von Unterlage + Flechte bei den beiden Arten gegenübersteht; es beträgt für die *Lecanora* 101,88, für das *Amphoridium* 87,76 g. Um ihr Eigengewicht zu finden, müßten sie von ihrem Substrat entfernt werden, was bei Kieselflechten sehr schwierig ist. Denn wenn das Gestein unter der Flechtenwirkung schon einigermaßen zersetzt worden ist, enthält der tiefere Teil des Lagers immer Gesteinsbrocken, durch die das Wägungsergebnis gefälscht werden würde. In einem vorsichtig abgehobenen Lager von *Lecidea confluens* Kbr. reichten in den 375 μ mächtigen Querschnitten Gesteinssplitter bis zu 80 μ Entfernung von der Flechtenoberfläche heran; in 787 μ mächtigen Querschnitten durch das Lager von *Lecidea athroocarpa* Ach. waren nur die obersten 140 μ frei von Gesteinsteilchen. Hebt man nur den Teil ab, der keine Gesteinsreste enthält, so ist dieser mit dem ganzen Thallus einer Laubflechte wieder nicht vergleichbar, weil ihm der größte Teil des sehr aufnahmefähigen Markes fehlt.

Dennoch ist die Ablösung von der Unterlage bei einigen Flechten meiner Sammlung gelungen, so bei *Rhizocarpon obscuratum* (Schaer.) Kbr. auf einem sehr feinkörnigen Quarzitgeröll von der Insel Rügen. Nachdem die Flechte gründlich aufgeweicht worden war, konnte mit einem glatten Bossierhölzchen die große Hauptmasse des Lagers abgekratzt, getrocknet und in einem Uhrschälchen, dessen Gewicht schon bekannt war, gewogen werden. Es ergab sich daraus, daß das etwa 20 cm^2 große Lager auf der anderen Hälfte des zerschlagenen Quarzitstückes höchstens ein Gewicht von 0,1 g besitzt. Allerdings sind beim Abkratzen Reste der Flechte, ganz kurze Haftfasern, zwischen den einzelnen Quarzkörnchen zurückgeblieben. Das ist schon mit unbewaffnetem Auge an dem schwärzlichen Ton zu erkennen, den die ehemals flechtenbewachsene Stelle im Gegensatz zur flechtenfreien zeigt. Bei auffallendem Licht und etwa 100facher Vergrößerung im Mikroskop betrachtet, heben sich schwarze Pünktchen, die Haftfasern, deutlich von den der Zahl nach vorwiegenden, weißen, verkrüppelten Kriställchen ab. Beim Zerschlagen zerfiel der Stein in zwei gleich große Stücke, das erste war zu $^3/_4$ mit dem dunklen Thallus bedeckt und wurde für die Wägungen bestimmt; das zweite war zur

Hälfte nackt. Das die andere Hälfte überziehende Lager ist abgekratzt und im trockenen Zustand 6 cg schwer gefunden worden. Daraus kann geschlossen werden, daß das um 50 Hundertteile größere Lager der ersten Steinhälfte samt den in den Gesteinsporen befindlichen Teilen 10 cg schwer ist. Demnach ist bei der Berechnung des Wasserhaushalts jede gefundene Gewichtsgröße mit 10 zu multiplizieren. — Am 2. und 3. Juni (Fig. 2 *A* u. *B*) ist gleichzeitig *Umbilicaria pustalata* mit dem Trockengewicht 1,15 g denselben Bedingungen ausgesetzt worden, wobei sich folgende Tatsachen ergeben haben: bei starkem Tau war die Wasseraufnahme der Krustenflechte 4mal größer als die von 1 g Laubflechte. Die Wasserabgabe erfolgte bei heiterem Wetter, geschützt vor direkter Bestrahlung; sie betrug im ersten Zeitabschnitt 2mal, im zweiten 3mal, im dritten über 5mal, im vierten über 10mal mehr bei der Krusten- als bei der Laubflechte. Um diese Zeit (10 Uhr vormittags) hatte letztere den Nullpunkt schon um einige Millimeter unterschritten, während die Krustenflechte ihn erst nachmittags 4 Uhr erreicht hat. Was die Laubflechte bis 12 Uhr noch hergegeben hat, muß sie aus ihrem Vorrat genommen haben; es sind so geringe Mengen, daß sie von der Krustenflechte zwischen 10 und 11 Uhr um das 16fache, zwischen 11 und 12 Uhr fast um das 28fache übertroffen werden. Die Laubflechte ist dann so erschöpft, daß sie bereits zwischen 12 und 1 Uhr anfängt, Wasserdampf abzugeben, während die Krustenflechte immer noch von ihrem neuaufgenommenen Wasser abgeben kann.

Eine zweite Versuchsreihe wurde Anfang September mit demselben *Rhizocarpon* und *Gyrophora cirrosa* (0,74 g schwer) ausgeführt. Am 1. September war die Wasseraufnahme der Krustenflechte fast 4mal größer als die der Laubflechte (in Wirklichkeit 2mal kleiner). Jene gab dann im ersten Zeitabschnitt, zwischen 6 und 7 Uhr früh, bei nicht direkter Bestrahlung 11mal, im zweiten, 7—7½ Uhr, ebenso, im dritten, 7½—8 Uhr, bei direkter Bestrahlung fast 2mal mehr ab als die *Gyrophora*. Diese ungemein starke Wasserabgabe in der ersten Morgenstunde unter Bedingungen, welche der Wasserabgabe nicht günstig sind, kann nur daraus erklärt werden, daß die Quarzit bewohnende Krustenflechte oberflächlich anhaftendes Wasser verloren hat, vor allem den Tau von der nackten Stelle des Steinstückes; die Laubflechte dagegen muß alles auf ihr zum Niederschlag gelangte Tauwasser verschluckt haben. —

Bei dem darauffolgenden trüben Wetter verliert die Krustenflechte von früh 7 Uhr bis nachmittags 2 Uhr nicht mehr Wasser als in der ersten Morgenstunde, obgleich sie fast 1 Stunde lang (zwischen 7 und 8 Uhr) direkt bestrahlt worden ist. Dagegen gibt die Laub-

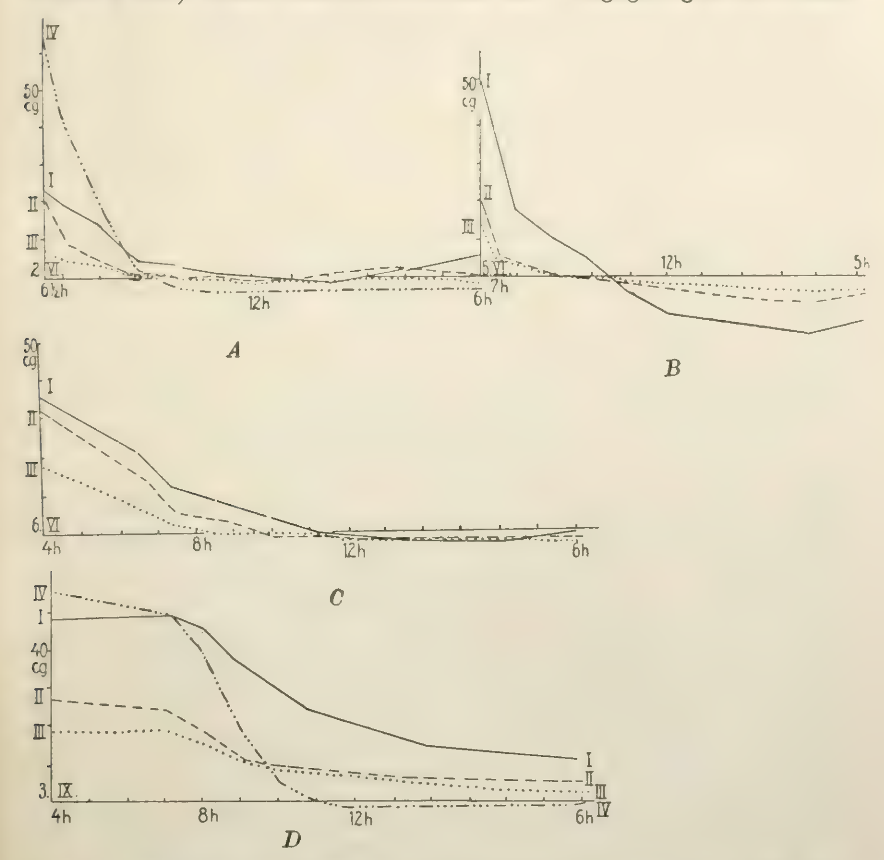


Fig. 2. *I* = *Rhizocarpon obscuratum* auf Glimmerschiefer ——, *II* = *Rh. obscuratum* auf Quarzit – – – –, *III* = Kontrollquarzit ·········, *IV* = *Umbilicaria pustulata* – – · – – . 0,5 mm = 0,1 g. *A:* Wasseraufnahme bei starkem Tau, Garten, 2. Juni, $6^1/_2$ Uhr; tagsüber heiter, nicht direkt bestrahlt, in ged. Veranda. *B:* Wasseraufnahme bei sehr starkem Tau, Garten, 5. Juni, $6^1/_2$ Uhr; tagsüber heiter, direkt bestrahlt bis 4 Uhr. *C:* Wasseraufnahme bei mäßigem Tau, Garten, 6. Juni, 4 Uhr; tagsüber heiter, nicht direkt bestrahlt. Höchsttemperatur 24°. *D:* Wasseraufnahme bei sehr starkem Tau, Garten, 3. September, 4 Uhr; tagsüber heiter, nicht direkt bestrahlt. Höchsttemperatur 20,5°.

flechte in der 2. Morgenstunde über 7mal mehr Wasser ab als das *Rhizocarpon* und ist dann so erschöpft (2 cg über Null), daß sie sofort anfängt, Wasserdampf zu absorbieren, so daß ihre Kurve

nachmittags 2 Uhr um 3 cg höher endigt als die der Vergleichsflechte. Daraus geht hervor, daß jene gegen direkte Bestrahlung weniger widerstandsfähig ist als diese, bei nicht direkter Bestrahlung aber ist, auf 1 g Flechtenstoff berechnet, die Wasserabgabe der Krustenflechte größer als die der Laubflechte. — Dieser Gegensatz zeigt sich im weiteren Verlauf der Versuchsreihe noch deutlicher: nach 1stündigem, heftigem Regen hat das *Rhizocarpon* auf 1 g um 560 cg, die *Gyrophora* um 443 cg an Gewicht zugenommen, das in der nächsten Stunde bei nachlassendem Regen nur um wenig steigt. Bei dem darauffolgenden trüben Wetter ist die Abgabe der Krustenflechte in der 1. Stunde über 4mal, in der 2. über 3mal, in der 3. 2mal größer als die der Laubflechte. Auch am Vormittag des 2. September übertrifft die Krustenflechte ihre Gegnerin zwischen 6 und 8 Uhr um das 3fache. Mit der nun eintretenden direkten Bestrahlung ändert sich das Verhältnis sofort: in der 1. halben Stunde zu $^5/_4$, in der 2. zu $^1/_2$, in der nächsten Vollstunde zu $^1/_4$ vom Gewichtsverlust der *Gyrophora*. Damit ist diese wieder so erschöpft, daß sie Wasserdampf aufzunehmen beginnt und dank dieser Aufnahme abends 6 Uhr auf der Nullinie endigt, während das *Rhizocarpon* bis 4 Uhr beständig Wasser abgibt, zum Schluß noch 1 cg absorbiert und 6 cg über Null abschließt.

Auch das Lager von *Lecothecium nigrum* (Huds.) Mass. hat sich leicht von seiner Unterlage, devonischem Knotenkalk, trennen und mit *Gyrophora vellea* (L.) Ach. vergleichen lassen. Der Vergleich ergab ganz ähnliche Verhältnisse wie der vorige, nur traten sie weniger auffallend hervor, weil die gleiche Fläche der Laubflechte nur $2^1/_2$mal schwerer war als die der Krustenflechte; diese wog nämlich 0,98 g, jene 2,46 g. Darum beträgt die Gewichtszunahme des *Lecothecium* bei schwachem Tau das $2^1/_2$fache (bei *Rhizocarpon* das 7fache), bei starkem Tau $^7/_6$ (bei *Rhizocarpon* das 3—4fache), bei Regen $^4/_3$ (bei *Rhizocarpon* $^5/_4$), bei künstlicher Bewässerung $^9/_8$ von der der Laubflechte. Doch zeigt sich in beiden Fällen: 1. daß sich der Gegensatz zwischen Laub- und Krustenflechte um so mehr ausgleicht, je reichlicher die Wasserzufuhr erfolgt; je dürftiger dagegen die äußere Zufuhr des durch Abkühlung verflüssigten Wasserdampfes ist, desto mehr ist die Krustenflechte im Vorteil. 2. In dem der Wasseraufnahme folgenden 1. Zeitabschnitt ist der Gewichtsverlust der Krustenflechte immer viel größer

als der der Laubflechte auch bei ungünstigsten Verdunstungsbedingungen. 3. Bei direkter Bestrahlung gibt 1 g Laubflechte mehr Wasser ab als die gleiche Menge Krustenflechte.

Die Reduktion der gefundenen Gewichtsveränderungen auf 1 g Trockensubstanz konnte endlich noch bei *Diploschistes bryophilus* (Ehrh.) Zahlbr. verglichen mit *Gyrophora vellea* durchgeführt werden, weil sie sich ohne Rückstände von ihrer Gesteinsunterlage trennen läßt. Allerdings sind die bei den Wägungen gefundenen Werte nicht den bei *Rhizocarpon obscuratum* gefundenen vergleichbar, weil das abgestorbene Moospolster, über dem sich die Flechte ausbreitet, mit ihr in Zusammenhang bleibt und höchstens an den vorstehenden Rändern entfernt werden kann. Durch seine schwammige Beschaffenheit ist es befähigt, schnell und reichlich Wasser aufzunehmen, zuweilen wohl mehr als das Flechtenlager trotz seiner Hypo- und Epinekralschicht. Um was für Maße es sich hierbei handeln kann, sei an einigen Beispielen erläutert: an einem dünnen Exemplar vom Basalt des Geisingberges im Erzgebirge betrug die Gesamtmächtigkeit 1005 μ, wovon die tiefsten 390 μ bloß aus Moosresten bestanden; die durchschnittliche Mächtigkeit des eigentlichen Flechtenlagers wurde zu 314,4 μ gefunden, wovon auf die Epinekralschicht 24 μ, auf die 6schichtige Gonidienzone 49,7 μ, auf das Mark 241 μ kommen. Zwischen dem reinen Flechtenlager und dem Moospolster ist eine rund 300 μ mächtige Zwischenschicht, bestehend aus einem Gemenge von Moosresten und Flechtenbestandteilen, nämlich Gonidienhüllen nnd abgestorbenen Pilzhyphen. Dieser Abschnitt enthält gegen 50 Hundertteile Lücken, 40 Hundertteile Moos- und 10 Hundertteile Flechtenreste. — Als Höchstmaß der Mächtigkeit habe ich 2800 μ gefunden; dabei war das reine Flechtenlager bloß 236, die Zwischenschicht wieder 300 μ dick. Das reine Flechtenlager erreicht also nicht einmal die Dicke des Thallus von *Gyrophora vellea* mit seinem fast 200 μ mächtigen „dichten Mark“. Darum wogen 20 cm² von ihr 2,4 g, die gleiche Fläche des *Dipl. bryophilus* aber je nach der Dicke 1,63—2,8 g. Die Versuchsreihen aus beiderlei *Diploschistes*-Lagern ergaben keinen großen Unterschied zwischen Krusten- und Laubflechte sowohl in der Aufnahmefähigkeit für Wasser, als auch in ihrem Widerstand gegen dessen Abgabe.

Im allgemeinen läßt sich daher sagen, daß die Aufnahmefähigkeit einer Krustenflechte verglichen mit der gleichen

Gewichtsmenge einer Laubflechte um so größer ist, je dünner das Lager jener ist; ebenso steht es mit der Abgabefreudigkeit des aufgenommenen Wassers wenigstens für die ersten Zeitabschnitte und bei nicht direkter Bestrahlung.

Kieselflechten im Vergleich zur flechtenfreien Unterlage.

Die Frage, wie die Wasseraufnahme und -abgabe flechtenfreien Kieselgesteins verglichen mit flechtenbewachsenem verläuft, ist an zwei Beispielen verfolgt worden, an *Lecidea bullata* Kbr. von der Riffelalp oberhalb Zermatt (2400 m) und an *Rhizocarpon obscuratum* von der Insel Rügen, jene auf hellem Gneis, diese auf Quarzit. Im ersteren Falle ließ sich das dicke Gesteinsstück parallel zu seiner Oberfläche in zwei gleich große, wenn auch nicht gleich schwere Platten spalten, die obere mit der Flechte, die untere ganz frei von Flechtenwuchs.

In der ersten, Anfang April ausgeführten Versuchsreihe übertraf die Gewichtszunahme der *L. bullata* die ihres Kontrollgneises bei Schnee zusammen mit Regen um das 3-, bei Schnee um das 11-, bei Reif um das 2—4fache. In der Mitte Juli und Anfang August ausgeführten zweiten Versuchsreihe (Fig. 4*B*—*D*) wurde die Aufnahmegröße des Kontrollgneises bei Regen um das 2—3fache, bei starkem Tau um das Doppelte, bei schwachem Tau nur um einige Hundertteile übertroffen. Diese scheinbare Ausnahme erklärt sich daraus, daß an dem Tage des schwachen Taufalls die erste Wägung bereits um 4 Uhr vorgenommen worden ist; 3 Stunden später, um 7 Uhr, hatte die Flechte von dem vorher gemessenen Gewichtszuwachs nur $1/3$ verloren, der Kontrollgneis aber $3/4$. Jene besaß trotz der geringen Wasseraufnahme noch 14 cg, der Kontrollgneis bloß noch 4, die er in den beiden nächsten Stunden trotz nicht direkter Bestrahlung auch noch abgegeben hat.

Das zweite Kennzeichen des Kontrollgneises besteht darin, daß seine Kurve die Nullinie immer früher, meist einige Stunden eher als die des flechtentragenden erreicht. Die einzige Ausnahme hat am 6. Aug. stattgefunden: nach geringer Wasseraufnahme bei schwachem Tau kommen beide um 9 Uhr auf der Nullinie an; während aber die Gneiskurve zwischen 4 und 7 Uhr bei kühlem, nebligem Wetter bis auf 4 cg an sie herangekommen ist, befindet sich die *bullata*-Kurve noch 20 cg über Null, bleibt auch bis 8 Uhr noch 13 cg darüber, um nun erst bei direkter Bestrahlung in

steilem Abfall auf sie herabzusinken. — Dieselbe Tatsache und die ähnliche, daß die *bullata*-Kurve die Nullinie überhaupt nicht oder erst am Nachmittag erreicht, wenn die Gneiskurve schon am Vormittag auf ihr angelangt ist, konnte auch in der ersten Versuchsreihe (s. S. 56) vom April bestätigt werden. — Nach starker Wasseraufnahme infolge nächtlichen Regens am 13. Juli (Fig. 4 *B*) sinkt keine der beiden ersten Kurven bis zur Nullinie herab, aber die Flechtenkurve endigt abends 6 Uhr 44, die Gneiskurve 2 cg über ihr. Die Wasserabgabe im ersten Zeitabschnitt ist beim Kontrollgneis auffallend hoch; sie beträgt z. B. am 4. April $^4/_5$ der gesamten Wasseraufnahme, bei dem flechtenbewachsenen Stein nur $^1/_3$. Bei direkter Bestrahlung gibt *L. bullata* auch noch von seinem Wasservorrat ab, z. B. am 6. Aug. zwischen 9 und 12 Uhr 5 cg, während die Kurve des Kontrollgneises immer auf der Nullinie bleibt. Durch Absorption von Wasserdampf in den sechs Nachmittagsstunden erreicht die Flechte die Nullinie wieder. Diese Fähigkeit, bei Abkühlung in den Abendstunden nach vorausgegangener starker Erwärmung Wasserdampf aufzunehmen und in sich zu verdichten, scheint dem Kontrollgneis ganz abzugehen.

Sie kommt aber einem anderen Kontrollgestein zu, mit dem ich Versuche angestellt habe, nämlich dem schon oben besprochenen feinkörnigen Quarzit von der Insel Rügen. Die an dem Kontrollgneis gefundenen Tatsachen konnten auch bei ihm festgestellt werden. Bloß in einem Punkte unterscheiden sich beide voneinander: bei direkter Bestrahlung, zumal wenn sie länger andauerte, sank seine Kurve unter die Nullinie, meist nur 1 cg (Fig. 2 *C*), in einem Fall um 3 cg und bei starker Erwärmung im Wärmeschränkchen sogar um 5 cg. Daraus geht hervor, daß in ihm ein nicht ganz unbeträchtlicher Wasservorrat steckt, und das ist darauf zurückzuführen, daß der Quarzit auf der Hälfte seiner Oberfläche von *Rhizocarpon obscuratum* bedeckt gewesen war und daß er beim Abkratzen derselben eine Menge kleiner Hyphenteilchen in sich zurückbehalten hatte. Diese sind es ohne Zweifel, welche etwas Feuchtigkeit zurückhalten, sie erst bei andauernder Bestrahlung abgeben. Damit hängt es auch zusammen, daß dieser Quarzit eine, wenn auch nur scheinbare, deutliche Absorptionsfähigkeit für Wasserdampf besitzt.

Für reines Kieselgestein gelten jedenfalls dieselben Sätze, die voriges Jahr für Kontrollkalk verglichen mit Kalkflechten [1]) aufgestellt

1) Bachmann, E., Zur Physiologie der Krustenflechten. Ztschr. f. Bot., Jhrg. 14, S. 218.

gestellt worden sind. Doch sind bei der ungleichen Zersetzbarkeit der Silikatgesteine umfassendere Versuche hierüber wünschenswert. Auch der Einfluß der Unterlage auf den Wasserhaushalt konnte nur an einem Beispiel studiert werden, an *Rhizocarpon obscuratum* auf Glimmerschiefer von Rittersgrün im Erzgebirge und auf Quarzit von Rügen. Von der dem unbewaffneten Auge völlig eben erscheinenden Oberfläche des Quarzits ließ sich ein Lagerstückchen nach dem Aufweichen mit einem feinen Skalpell leicht bis zum Grunde abheben und dann in 10 μ dicke Schnitte zerlegen: das aus vielen einzelnen Feldern zusammengesetzte Lager ist 96,8 bis 108 μ mächtig, nimmt nach dem Rande zu aber bis auf 22,4 μ an Dicke ab und führt hier Gonidien nur in einer Schicht, während diese in den dickeren Feldern bis 6 schichtig gefunden werden. Hier sind sie jedoch nicht in eine Zone eng zusammengedrängt, sondern durch die ganze Tiefe des Thallus fast gleichmäßig in kleinen Gruppen verteilt. Nach außen ist das gonidienführende Gewebe durch eine braunwandige, bis 8 μ mächtige Rinde abgeschlossen, nach innen durch eine bräunliche 2—3 schichtige Grundplatte. Von dieser aus gehen kurze, dicke Fortsätze in die Vertiefungen der Gesteinsoberfläche hinein. — Das Lager auf dem Glimmerschiefer konnte nicht bis in seine ganze Tiefe abgehoben werden, weil der untere, mächtigere Teil von soviel Glimmer- und Quarzkriställchen durchsetzt ist, daß bei seinem Schneiden das Mikrotommesser nach kürzester Frist unbrauchbar werden würde. Der schneidbare Abschnitt ist durchschnittlich 100 μ mächtig und enthält unter der hellbraunen Rinde eine zusammenhängende, 3—4 schichtige Gonidienzone, darunter eine gleichmächtige Hyponekralschicht und darunter ein bräunliches Gewebe von abgestorbenen Zellen, nämlich Hyphen und wahrscheinlich auch leeren Gonidienhüllen; doch läßt sich das nicht sicher behaupten, weil die Zellhäute infolge des Verwesungsprozesses einen Ton angenommen haben, der sich von der Chlorzinkjodfärbung nicht deutlich abhebt, oder weil die Zellulose ihrer Wandung chemisch verändert worden ist. — Einen gonidienlosen Protothallus, wie er von *Rhizocarpon* beschrieben wird, habe ich weder an der Rügenischen, noch an der erzgebirgischen Flechte nachweisen können, die Gonidien reichen stets bis an den äußersten Rand des Lagers, sei er noch so dünn.

Von den beiden Lagern zeichnet sich das auf Glimmerschiefer durch größere Aufnahmefähigkeit besonders für Regen, weniger für

Tau aus. Nach ausgiebigem Regen ist die Glimmerschieferflechte immer 2—3 mal schwerer geworden als die Quarzit bewohnende (Fig. 2 *C*). Auch bei starkem Tau hat sie mehr als einmal doppelt so viel Wasser aufgenommen, andere Mal jedoch wurde der Überschuß bloß 10 Hundertteile hoch gefunden.

Nach ungefähr gleich starker Wasseraufnahme bei starkem Tau (2. Juni) erfolgte die Wasserabgabe seitens der Quarzitflechte im ersten Zeitabschnitt in fast 4 mal größerer Menge (Fig. 2 *A*). — Nachdem die Glimmerschieferflechte in der Nacht vom 4. zum 5. Juni fast doppelt so viel Wasser verschluckt hatte wie die Quarzitflechte, ist ihr Wasserverlust in der ersten halben Stunde nicht einmal $^3/_2$ von dem der letzteren; jene behält 10, diese nur 2 cg Wasser zurück (Fig. 2 *B*). — Am 6. Juni war bei mäßigem Tau (Fig. 2 *C*) die Wasseraufnahme beider Flechten nicht sehr verschieden; die Wasserabgabe erfolgte bis 7 Uhr in der verdeckten Veranda unter einer Glasglocke, sie betrug bei der Glimmerschieferflechte 16, bei anderen 15 cg. Am 3. Sept. (Fig. 2 *D*) wurde dieser Versuch unter natürlicheren Bedingungen wiederholt. Die Gewichtsvermehrung wurde um 4 Uhr bei sehr starkem Tau 47 und 25 cg hoch gefunden. Nach der Wägung wurden beide Flechten sofort wieder an dieselbe Stelle des Gartens ausgelegt und erst um 7 Uhr wieder gewogen. In dieser Zeit war die Bodentemperatur von 8 auf 9° gestiegen, die Lufttemperatur betrug zuletzt 10°. Die Glimmerschieferflechte war noch um 2 cg schwerer, die Quarzitflechte um 3 cg leichter geworden, jene hat mehr Wasser verschluckt als verdunstet, diese umgekehrt. — Damit stimmt es wohl überein, daß die Kurve der Quarzitflechte immer früher auf die Nullinie herabsinkt, als die der Glimmerflechte, z. B. am 6. Juni bei heiterem Wetter und nicht direkter Bestrahlung 4 Stunden, am 5. Juni bei direkter Bestrahlung 1 Stunde früher. — Nach sehr starkem Tau hat keine von ihnen die Nullinie erreicht, aber jene endigt 5,5, diese 11 cg über ihr; so geschehen bei heiterem Wetter und nicht direkter Bestrahlung. Ferner unterscheiden sich beide Flechten ganz auffällig durch ihren ungleichen Wasservorrat: bei andauernder direkter Bestrahlung sinkt die Kurve der Glimmerschieferflechte bis nachm. 4 Uhr 13 cg, die andere bloß 4 cg unter die Nullinie. Endlich ist die Fähigkeit, nach starker Entwässerung in den Abendstunden Wasserdampf zu absorbieren bei jener größer als bei dieser. A l l d i e s e V o r z ü g e k ö n n e n n u r a u s d e r g r ö ß e r e n M ä c h t i g k e i t d e s T h a l l u s u n d i m b e s o n d e r e n a u s d e m B e s i t z d e s a b g e s t o r b e n e n

Unterteils des Lagers, der Hyponekralschicht, zu deren Entwicklung es aber nur auf dem Glimmerschiefer gekommen ist, erklärt werden. Die Unangreifbarkeit des Quarzes einerseits, die Zersetzlichkeit des Glimmers und damit die Zerlegbarkeit des Glimmerschiefers erklären zur Genüge, daß das eine Lager nach innen durch eine zusammenhängende, wenige μ dicke Grundplatte, das andere durch eine mehrere 100 μ mächtige Hyponekralschicht abgeschlossen ist.

Auch hierüber wären umfängliche Versuche sehr erwünscht.

Abschnitt III.

Hypothallinische Anhängsel und andere Speicherorgane.

Viel wirksamere Speicherorgane als bei dem Glimmerschiefer-*Rhizocarpon* und vielen anderen auf Kieselgestein wachsenden Krustenflechten finden sich bei den Pannariaceen in den sogenannten „hypothallinischen Anhängseln“. Die Vermutung, daß ihnen diese Funktion zukommt, ist schon von Beckmann[1]) im Jahre 1907 ausgesprochen worden. Um die Vermutung auf ihre Richtigkeit zu prüfen, habe ich *Pannaria pezizoides* (Weber) Trevisan und *Lecothecium nigrum* (Huds.) Mass. untersucht und daran noch *Diploschistes bryophilus* (Ehrh.) Zahlbr. geschlossen, obwohl dessen Speicherorgan von ganz anderer Natur ist.

Bei *Pannaria pezizoides* ist der braune, aus toten und lebenden Hyphen zusammengesetzte, sehr poröse Unterteil, der Hypothallus, 300—400 μ mächtig und trägt einen 157—200 μ mächtigen Oberteil mit deutlich differenzierter Rinde, mit zahlreichen, großen, in ein großzelliges Paraplektenchym von Hyphen eingebetteten *Nostoc*-Nestern. Dieser Oberteil enthält keine abgestorbenen Gonidien, ist überhaupt sehr arm an Lücken, dürfte demnach als Speicherorgan geringere Bedeutung haben als ein Hypothallus. — *Lecothecium* besitzt keinen solchen, sondern nur einen blauschwarzen Protothallus, der sich seiner Dünne wegen zum Aufspeichern von Wasser nicht eignet. Aber der korallinische Bau des Thallus und seines braunen, abgestorbenen Unterteils machen ihn zur Aufnahme von Wasser ebenso

---

1) Beckmann, Paul, Untersuchungen über die Verbreitungsmittel von gesteinbewohnenden Flechten im Hochgebirge mit Beziehung auf ihren Thallusbau. Beiblatt zu Englers Botanischen Jahrbüchern, Bd. 38, S. 66. Leipzig 1907.

geeignet wie den Hypothallus der *Pannaria*. Im Querschnitt gesehen besteht das ganze Lager aus kreis- oder länglichrunden Körpern, jene von 100, diese von 154 • 116 μ Durchmesser. Ringsum von einschichtiger, brauner Rinde bedeckt, schließen diese Körper viele vorwiegend radial verlaufende Scytonemafäden und dünnwandige, plasmaarme Umhüllungshyphen ein. Die zwischen diesen befindlichen vielen kleinen Lücken dienen sicher mehr zur Durchlüftung des algenreichen Körpers als zur Wasseraufnahme. Dazu eignen sich die vielen großen Zwischenräume, durch welche die Thalluskörper voneinander getrennt sind, die stellenweise 50 Hundertteile des Gesichtsfeldes ausmachen, viel besser. Der braune Unterteil hat außerdem noch in seinem Innern eine Speichervorrichtung, weil seine Algenzellen nnd Hyphen sämtlich leer sind. Er stellt demnach eine echte Hyponekralschicht dar, nur daß deren geldrollenartig angeordnete Algenzellen flach scheiben- oder schachtelförmig sind. Die Gesamtmächtigkeit des Lagers beträgt mindestens 600 μ, wovon $^1/_3$—$^1/_2$ auf den braunen Unterteil kommen.

Die Wirksamkeit der beiden Unterteile des Thallus als Wasserspeicher zeigte sich bei Regen sofort daran, daß für das Einzeichnen der Werte in das Millimeterpapier 0,5 mm = 0,1 g gesetzt werden mußte (Fig. 3 *A*, *B*). Erst nachdem die größte Menge des Wassers verdunstet ist, treten Größen auf, die in dem Maßstab 0,5 mm = 0,01 g eingetragen werden können (Fig. 3 *Aa*, *Bb*).

Nach nächtlichem, andauerndem Regen hatte *Lecothecium* etwas mehr an Gewicht zugenommen als *Pannaria* (250 : 210 cg), nach künstlicher Bewässerung noch mehr (277 : 204), das waren im ersten Falle $^2/_3$, im zweiten $^7/_{12}$ von dem Gewichtszuwachs der gleichzeitig geprüften Laubflechte *Gyrophora vellea*. Nach starkem Tau wurde am 4. Juli die Wasseraufnahme fast gleich (96 : 91 cg), nach schwachem Tau am 6. Juli sehr ungleich (51 : 20) gefunden; für die *Gyrophora* betrugen die beiden Größen 130 und 51 cg. Aus diesen Beispielen geht hervor, daß die Kalk- und die gewöhnlichen Kieselflechten von *Pannaria*, noch mehr von *Lecothecium* an Wasseraufnahmefähigkeit übertroffen werden, und daß letztere nicht weit hinter der Laubflechte *Gyrophora vellea* zurücksteht, ihr sogar bei schwachem Tau gleichkommt.

In der Wasserabgabe zeichnen sich die beiden Flechten vor der Laubflechte durch größere Widerstandskraft aus sowohl bei direkter, als auch indirekter Bestrahlung.

Vergleicht man die beiden mit mächtiger Unterlage ausgestatteten Krustenflechten unter sich, so zeigt sich, daß die *Pannaria* bei nicht direkter Bestrahlung, *Lecothecium* bei direkter Bestrahlung den meisten Widerstand leistet.

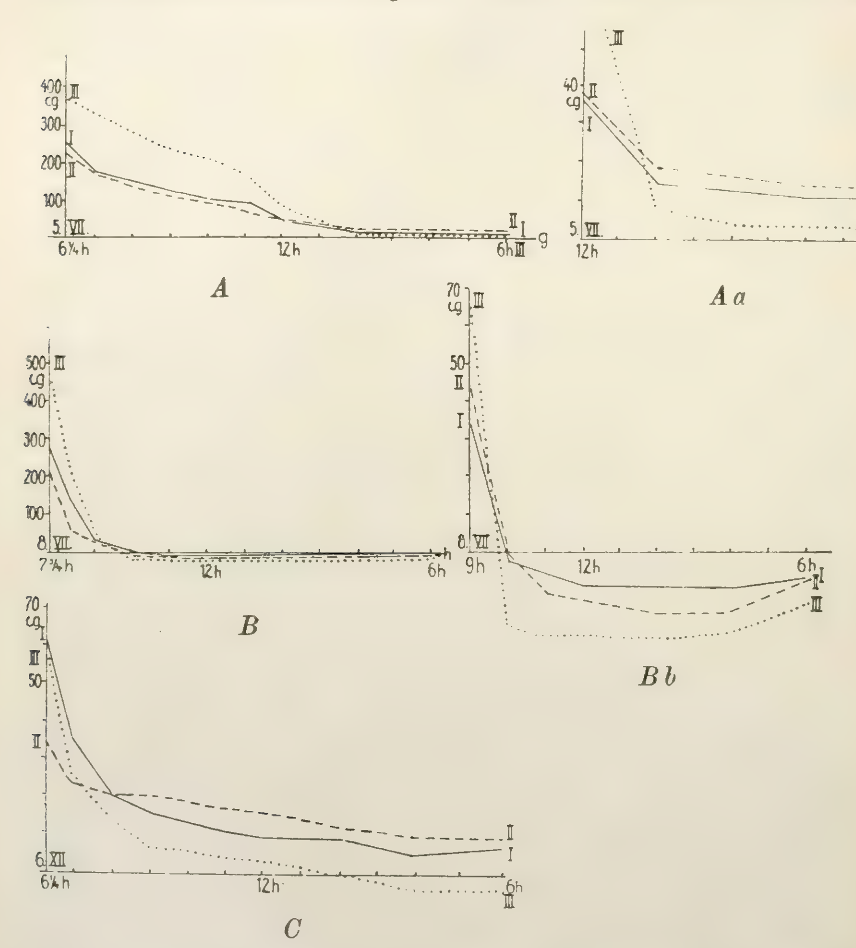


Fig. 3. *I: Lecothecium nigrum* ———, *II: Pannaria pezizoides* — — —, *III: Gyrophora vellea* ⋯. *A:* 0,5 mm = 0,1 g. Wasseraufnahme bei Regen, Garten, 5. Juli, $6^1/_4$ Uhr; tagsüber zwischen 7 und 10 Uhr regnerisch, sonst heiter, nicht direkt bestrahlt. *a*: 0,5 mm = 0,01 g, Schluß von voriger Kurve wiederholt. *B:* 0,5 mm = 0,1 g. Wasseraufnahme durch künstliche Bewässerung, 8. Juli, $7^3/_4$ Uhr; tagsüber heiter, von 11 Uhr an zeitweise bewölkt, direkt bestrahlt. *b:* 0,5 mm = 0,01 g. Schluß von voriger Kurve wiederholt. *C:* 0,5 mm = 0,1 g. Wasseraufnahme bei Tau, Garten, 6. Juli, $6^1/_4$ Uhr (nicht 6. XII., wie es versehentlich bei dem Kurvenbilde heißt); tagsüber heiter, nicht direkt bestrahlt.

So wird am 5. Juli nach Regen die *Pannaria*-Kurve um 11 Uhr von der *Lecothecium*-Kurve unterschnitten; im Verlauf des Nachmittags laufen die beiden Kurven bei heiterem Wetter immer weiter auseinander; *Pannaria* endigt 14, *Lecothecium* 11 und *Gyrophora* 3 cg über Null. — Am 6. Juli hatte *Pannaria* bei schwachem Tau nur halb so viel Wasser aufgenommen als *Lecothecium*, trotzdem überschneidet seine Kurve die des letzteren bereits früh 8 Uhr und endigt am Abend 16 cg, *Lecothecium* 7 cg über und *Gyrophora* 4 cg unter Null.

Bei direkter Bestrahlung ist es umgekehrt; dieser widersteht *Lecothecium* besser als *Pannaria*: nachdem am Morgen des 4. Juli die Wasseraufnahme von *Pannaria* nur 5 cg hinter der von *Lecothecium* zurückgeblieben war, überschneidet seine Kurve bei indirekter Bestrahlung die von *Lecothecium* $6^1/_2$ Uhr, wird aber von der *Lecothecium*-Kurve etwas vor 10 Uhr überschnitten, nachdem beide Flechten von 7 Uhr an direkter Bestrahlung ausgesetzt gewesen waren. Gleich nach 10 Uhr bewölkt sich der Himmel, die direkte Bestrahlung wird unterbrochen, aber trotzdem setzt die *Pannaria* ihre Wasserabgabe in verstärktem Grade fort, bis sie 11 Uhr ihren tiefsten Punkt, 8 cg unter der *Lecothecium*-Kurve, 10 cg unter der Nullinie erreicht. Von da an beginnt infolge von Wasserdampfabsorption Gewichtszunahme und erreicht eine solche Größe, daß um 4 Uhr die Nullinie überschritten wird und daß um 6 Uhr die *Pannaria*-Kurve bloß 3 cg unter der des *Lecothecium* endigt. Demnach ist *Pannaria* vor *Lecothecium* auch noch durch größere Aufnahmefähigkeit für Wasserdampf ausgezeichnet; sie stimmt in dieser Beziehung mit *Gyrophora vellea* überein, übertrifft sie sogar noch etwas, wie die Wasserbewegung am 8. Juli erkennen läßt (Fig. 3 *Bb*): nach künstlicher Bewässerung, bei der *G. vellea* fast die doppelte Gewichtszunahme erfahren hat, wie die beiden Vergleichsflechten, wird seine Kurve bei der $8^1/_4$ Uhr beginnenden direkten Bestrahlung schon vor 10 Uhr von den beiden anderen Kurven überschritten und erreicht bereits um 11 Uhr ihren tiefsten Punkt (23 cg unter Null). *Lecothecium* erreicht seinen tiefsten Punkt (9 cg) um 1 Uhr, *Pannaria* (16 cg) erst um 3 Uhr. Von 4 Uhr an aber steigt die *Pannaria*-Kurve infolge von Wasserdampfabsorption so steil an, daß sie um 6 Uhr 8 cg unter Null endigt, nur 1 cg tiefer als die *Lecothecium*-, 6 cg über der *Gyrophora*-Kurve.

Die Vermutung Beckmanns, daß die hypothallinischen Anhängsel der *Pannaria* als Wasserspeicher dienen, hat sich vollauf bestätigt. Sie sind aber ein ganz anderer Wasserspeicher als die Hyponekralschicht der früher beschriebenen Kieselflechten. Diese wirkt durch die vielen Höhlungen ihrer entleerten Gonidien und stimmt darin mit dem braunen Unterteil des Lagers von *Lecothecium* überein, nur daß hier die Wirkung der leeren Gonidienhüllen durch den korallinen Bau des Thallus mit seinen großen Lücken verstärkt wird. Beiden Eigenschaften verdankt sie es, daß ihre Wasseraufnahme fast der der Laubflechten gleich kommt, daß sie diese aber in dem Widerstand gegen die Wasserabgabe noch übertrifft.

Ein Wasserspeicher ganz anderer Art findet sich endlich bei *Diploschistes bryophilus*, das auf seinen Wasserhaushalt zusammen mit *D. scruposus* und *Gyrophora vellea* geprüft worden ist. *D. scruposus* bewohnt allerlei Kieselgestein und ist von mir an vogtländischen und thüringischen Exemplaren untersucht worden. An vorsichtig abgehobenen Lagerstückchen, die im Grunde keine Gesteinssplitterchen enthielten, wurde eine mittlere Mächtigkeit von 980 μ festgestellt. Davon kommen auf die Rinde 7,7—27,1 μ, auf die Gonidienschicht 30—96,8 μ, der Rest auf das aus leeren Gonidienhüllen und Pilzhyphen bestehende Mark. An der thüringischen Flechte wurde als höchste Mächtigkeit 1872 μ gemessen; sie enthält bis in die äußerste Tiefe ungewöhnlich viel leere Gonidienhüllen in ihrer Hyponekralschicht. Das hängt mit der großen Dichte seiner Gonidienzone zusammen, die an Stellen intensivsten Dickenwachstums bis 11 schichtig ist und die Gonidien in radialer Anordnung aufweist; an Stellen im Ruhezustande übersteigt die Schichtenzahl selten 3; hier sind die Gonidien von einer deutlichen, zusammenhängenden Rinde bedeckt, während an jenen Stellen die Rinde durch lebhaft nach außen strebende Gonidien vielfach durchbrochen und verdrängt worden ist. Eine Epinekralschicht wird nie bemerkt, was um so auffallender ist, als sie bei *D. bryophilus* stets gefunden wird. Sie ist etwa 24 μ mächtig, enthält meist vier Schichten von Gonidienhüllen, die nicht selten tangential gestreckt sind, und bedeckt eine durchschnittlich 49,7 μ mächtige, bis 6 schichtige Gonidienzone.

D. scruposus ist demnach durch die größere Mächtigkeit ihrer Hyponekralschicht ausgezeichnet, *D. bryophilus* durch den Besitz

einer Epinekralschicht und eines mit der Flechte unlösbar verbundenen Moospolsters, über dessen Ausmaße schon oben (S. 41) Angaben gemacht worden sind.

Für Regen hat sich *Diploschistes bryophilus* viel aufnahmefähiger gezeigt als *D. scruposus*, was zu erwarten war. So nahm sie am 11. Juni bei viertelstündigem, leisem Regen 196, bei halbstündigem, heftigem 401, zusammen 597 cg Wasser auf; für *D. scruposus* betrugen die drei Zahlen 216, 184, 399, für *Gyrophora vellea* 190, 380 und 570 cg. Bei künstlicher Bewässerung wurde *D. bryophilus* um 541, *D. scruposus* um 426, *G. vellea* um 531,5 cg schwerer. Die moosbewohnende Flechte übertrifft also sogar die Laubflechte, was bei den Pannariaceen nicht der Fall war. Es muß demnach die Wasseraufnahmefähigkeit von *D. bryophilus* über die aller anderen Krustenflechten gestellt werden.

Bei starkem Tau ist der Unterschied wesentlich geringer, ja eigentlich ganz unwesentlich; denn *D. bryophilus* nahm am 11. September 49, *D. scruposus* 46 cg Feuchtigkeit auf. Der Grund ist ersichtlich: der Tau wird bloß von den obersten Teilen der Flechte verschluckt, der Regen dringt bis in die Tiefen, auch bis in das Moospolster; dieses ist Hauptspeicherorgan für Regen, die Hyponekralzone für Tau. Deshalb übertrifft *D. scruposus* bei starkem Tau öfters nicht nur die Wasseraufnahme von *D. bryophilus*, sondern auch von *G. vellea*, dank seiner mächtigen Hyponekralzone, z. B. am 8. und 9. Juni.

Den Verlauf der Wasserabgabe veranschaulichen folgende Beispiele: Am Morgen des 16. August hatte *D. bryophilus* nach 2stündigem, leisem Regen fast doppelt so viel Wasser aufgenommen als *D. scruposus*; trotzdem ist der Wasserverlust letzterer im Laufe des Vormittags größer; im Laufe des Nachmittags nicht viel geringer als der von *D. bryophilus*. Deshalb schließt 6 Uhr abends die felsbewohnende Flechte nur mit einem Überschuß von 63, die moosbewohnende mit einem von 225 cg ab, d. h. der in den ersten Vormittagsstunden fast doppelt so große Wassergehalt von *D. bryophilus* ist im Laufe des Tages infolge verhältnismäßig geringer Wasserabgabe fast 4mal größer geworden als der von *D. scruposus*. Das ändert sich in der folgenden Nacht, während der die beiden Flechten bei klarem Himmel auf der verdeckten Veranda gelegen hatten. In den 13 Nachtstunden hat *D. scruposus* nur 41, *D. bryophilus* 186 cg Wasser eingebüßt; darauf, in den 4 Vormittagsstunden zwischen 7 und 11 Uhr, verliert bei direkter Bestrahlung *D. scruposus* noch

53 cg Wasser, davon 12 aus dem Vorrat, *D. bryophilus* 99, davon 13 aus dem Vorrat. *D. scruposus* unterschneidet die Nullinie kurz nach 9 Uhr, *D. bryophilus* erst nach 10 Uhr, jene erreicht ihren tiefsten Punkt 10 1/2, diese erst 11 Uhr. — Bei dem trüben Wetter des ersten Tages (16. August) laufen die beiden Kurven 9 Stunden lang parallel und endigen mit demselben Abstand (150 cg), mit dem sie früh 9 Uhr begonnen hatten. Anders die Kurve von *G. vellea*; sie konvergiert von Anfang an mit der *bryophilus*-Kurve, unterschneidet sie während der Nacht, die *scruposus*-Kurve erst am 17. August früh 10 Uhr und sinkt bis 11 Uhr auf 32 cg unter Null herab. — Von da an beginnt die Absorption von Wasserdampf, am stärksten seitens des *D. scruposus*; seine Kurve überschneidet deshalb die *bryophilus*-Kurve bereits um 11 Uhr, bewegt sich dann fortwährend 1—3 cg über ihr, um erst abends 6 Uhr mit ihr zusammenzufallen.

Am 30. Juni hatten nach vormitternächtlichem Gewitterregen und nachfolgendem starkem Tau die drei Flechten 375, 481 und 465 cg an Gewicht zugenommen. Davon gab *Diploschistes scruposus* im Lauf der ersten 3 Morgenstunden 300, *D. bryophilus* 357, *Gyrophora vellea* 336 cg ab, *D. scruposus* also im Vergleich zur aufgenommenen Menge am meisten. Im Verlauf der folgenden Stunden wurden bei direkter Bestrahlung noch 85, 131 und 125 cg verdunstet. Dadurch war *D. scruposus* zwischen 11 und 12 Uhr unter Null angekommen und erreichte um 2 Uhr ihren tiefsten Punkt (10 unter Null); *D. bryophilus* ist bereits vor 11 Uhr auf dem Nullpunkt angekommen, unterschreitet ihn um 15 cg, bessert ihren Zustand aber in den Abendstunden durch Aufnahme von 4 cg Wasserdampf.

Am 12. Juni ist trotz sehr ungleicher Aufnahme (197, 360, 487 cg) die Abgabe in den trüben Morgenstunden fast gleich (82, 87, 101 cg); aber in den sechs Nachmittagsstunden betragen die Verluste bei zeitweise heiterem Wetter 100, 153 und 223 cg. Infolgedessen haben sich die drei Kurven beträchtlich genähert: sie enden 15, 120 und 163 cg über der Nullinie, d. h. der Verlust von *D. bryophilus* beträgt $^4/_3$, der von *G. vellea* fast das Doppelte von dem des *D. scruposus*; anders gesagt: *D. scruposus* hat $^{12}/_{13}$, *D. bryophilus* $^2/_3$, *G. vellea* reichlich $^2/_3$ des aufgenommenen Wassers eingebüßt.

Aus diesen Beispielen ist ersichtlich, daß nach starker Wasseraufnahme bei trübem oder regnerischem Wetter die

beiden *Diploschistes*-Arten in der Wasserabgabe gleichen Schritt halten, von *G. vellea* aber überholt werden. — Bei heiterem Wetter verliert *D. bryophilus* mehr Wasser als *D. scruposus*, ihre Kurven konvergieren; bei direkter Bestrahlung ist ihr Wasserverlust noch größer, ihre Kurve wird von der *scruposus*-Kurve überschnitten, wenn auch nur unbeträchtlich. Den Verlust holt *D. bryophilus* durch stärkere Wasserdampfabsorption leicht ein. — *G. vellea* erleidet bei direkter Bestrahlung viel größere Verluste als eine der *Diploschistes*-Arten. — Bei nichtdirekter Bestrahlung verliert *D. scruposus* immer einen größeren Bruchteil des aufgenommenen Wassers als *D. bryophilus*. Diese Eigenschaften, die größere Aufnahmefähigkeit für Regenwasser, der höhere Gehalt an Vorratswasser sind auf Rechnung des Moospolsters zu schreiben[1]).

Eigentümlich ist es, daß bei Tau von *D. scruposus* mehr Wasser aufgenommen wird als von *D. bryophilus*, allerdings nur 4 cg, sogar mehr als von der *Gyrophora* (3—14 cg). Bei heiterem Wetter, aber nicht direkter Bestrahlung gelangt die *scruposus*-Kurve um 10 Uhr auf der Nullinie an, eine Stunde vor der *bryophilus*-Kurve, geht aber nur halb so tief herab (2 cg), so daß eine zweimalige Schneidung stattfindet: kurz nach $6^1/_2$ Uhr wird die *bryophilus*-Kurve unter-, kurz nach 12 Uhr überschnitten. Am 9. Juni erreichen alle drei Kurven bei direkter Bestrahlung schon vor 8 Uhr die Nullinie und überschreiten sie beträchtlich, nämlich *D. scruposus* um 13 cg (11 Uhr), *D. bryophilus* um 20 cg (10 Uhr), *G. vellea* um 21 cg (11 Uhr). Um 6 Uhr abends endigt die erste 7, die zweite 8, die dritte 12 cg unter Null, woraus deutlich hervorgeht, daß *D. bryophilus* nach starker Entwässerung das höchste Absorptionsvermögen für Wasserdampf besitzt. Das ist ganz allgemein eine Eigenschaft aller der Flechten, die viel Vorratswasser besitzen. Zu denen gehören alle Laubflechten, in erster Linie *G. vellea*; daß diese trotzdem von *D. bryophilus* übertroffen wird, kann nur aus deren Eigenheiten, dem Besitz einer Epinekralschicht und des Moospolsters erklärt werden.

Welche Bedeutung dieses für die Tauaufnahme besitzt, erläutert

1) Die Kurven für den Wasserhaushalt von *Gyrophora vellea* und die beiden *Diploschistes*-Arten stelle ich etwaigen Interessenten ebenfalls zur Verfügung.

folgender Versuch: Am 29. Juni wurden die beiden *Diploschistes*-Arten, nachdem sie die ganze Nacht über mit der Unterseite nach oben im Garten gelegen hatten, bei starkem Tau auf ihre Gewichtszunahme geprüft; sie betrug für *D. scruposus* 31,5, für *D. bryophilus* 50, für *G. vellea* 59 cg; das ist also eine völlige Umkehrung des obigen Verhältnisses. Da die Wägung eine Stunde früher ausgeführt worden ist als an den beiden Tagen, an denen *D. scruposus* die größte Gewichtszunahme aufwies, kann die niedere Zahl nicht aus Verdunstung des Taues erklärt werden. So bleibt meines Erachtens nur die Möglichkeit übrig, daß die nach oben gewendete Steinunterlage, harter Diabas, den auf ihr verdichteten Tau nicht verschlucken kann, wie es der Thallus mit seinen vielen Höhlungen tut. Aber auch das Moospolster von *D. bryophilus* ist der Verdichtung von Wasserdampf nicht so günstig wie das Flechtenlager, wahrscheinlich weil es viel lockerer ist als dieses und sich darum nicht so stark abkühlt. Jedenfalls ist es eine für das Leben der beiden Arten wichtige Tatsache, daß ihr Lager für die Aufnahme von Wasserdampf und das des *D. scruposus* speziell für Tau eingerichtet ist. Letztere zeichnet sich vor der moosbewohnenden Art aber nur durch die Mächtigkeit ihrer Hyponekralschicht aus, und deshalb dürfte vielleicht der Schluß berechtigt sein, daß diese Zone mit ihren vielen leeren Gonidienhüllen und toten Umhüllungshyphen das Organ der Tauaufspeicherung ist. Die Moosunterlage ist im Gegensatz dazu die Stätte, wo sich ein Überschuß von Regenwasser ansammeln kann.

Um die Frage zu entscheiden, auf Grund welcher Eigenschaft die Gonidienhüllen imstande sind, so viel Tau aufzunehmen, habe ich noch folgende Versuche angestellt: Von dem Gedanken ausgehend, daß diese Membranen mit hoher Hygroskopizität begabt sein könnten, habe ich Rinde von *Sambucus nigra*, *Pinus silvestris* und *Robinia Pseudacacia*, die von einem dichten *Pleurococcus*-Überzug ganz grün aussah, zugleich mit algenfreien Rindenstücken gleicher Abkunft und mit gleichgroßer Oberfläche denselben Bedingungen ausgesetzt, wie vorher die Flechten. Die Algenzellen sind vorher durch zweistündiges Erhitzen auf 140° getötet worden, um alle an lebendes Plasma und Chlorophyll geknüpften Stoffwechselvorgänge auszuschließeu. Dann zeigte sich für die Aufnahme von Tau nicht der geringste Unterschied zwischen den algenbedeckten und algenfreien Rindenstücken. Die Tauaufnahme, ebenso die Wasserdampfabsorption sind folglich nicht auf übermäßige Hygroskopizität

der Algenmembranen zurückzuführen. So bleibt nichts anderes übrig, als daß es die Porosität des bei *D. scruposus* besonders mächtigen Nekralgewebes ist, das die Wasseraufnahme in ihren vielen Lücken und Höhlungen begünstigt.

Von den dreierlei besprochenen unterseitigen Thallusanhängseln der Flechten übertrifft demnach das Moospolster von *Diploschistes bryophilus* als Speicherorgan für Regen sowohl die hypothallinischen Anhangsorgane von *Pannaria pezizoides*, als auch den braunen Unterteil von *Lecothecium nigrum*. Alle drei reichen in der Aufnahmefähigkeit für Wasser fast an die Laubflechten heran, übertreffen diese aber in dem Widerstand gegen dessen Abgabe. Die Aufnahme von Tau wird am meisten durch das Hyponekralgewebe von *D. scruposus* begünstigt.

Abschnitt IV.

Epinekralschicht und Pseudokutikula.

Um die Frage nach der biologischen Bedeutung dieser beiden Schichten zu lösen, sind mehrere Versuchsreihen ausgeführt worden: zuerst ist der Wasserhaushalt von *Lecidea bullata* mit dem von *L. speira* Ach. geprüft worden.

Der abgehobene Lagerabschnitt von *L. bullata* war durchschnittlich 240 μ mächtig und bestand aus drei Schichten: die unterste, etwa 110 μ mächtige bestand aus dem Mark, einem farblosen Plektenchym von größtenteils entleerten Hyphen; darauf folgte die durchschnittlich 70,4 μ mächtige, selten mehr als 5schichtige Gonidienzone, deren große Algenzellen von sehr plasmareichen Umhüllungshyphen umschlossen sind, so daß sie mit jenen zusammen ein sehr dunkles, mosaikartig aussehendes Gewebe bilden. Durch lückenreiche Vorsprünge des Markes wird die Gonidienzone in viele einzelne nesterartig nebeneinander liegende Abschnitte zerlegt. Nach außen ist sie durch eine rund 64 μ mächtige Epinekralschicht abgeschlossen, deren leere Gonidienhüllen in radialen Reihen angeordnet und durch dickwandige, plasmaarme Rindenzellen voneinander getrennt sind. Selten werden leere Gonidienhüllen im Mark bemerkt.

Lecidea speira auf Porphyr von Altenberg im Erzgebirge besitzt in seinem bis 252 μ mächtigen Lager zu unterst eine braune, parallelfaserige Schicht von abgestorbenen Hyphen, zu äußerst eine 15,5—20 μ dicke farblose Rinde, deren 5—6 μ großen Zellen einen

3 μ großen Plasmakörper führen und deren Wände von Jod nicht gebläut werden, wie die der nächsten 27,1—38,7 μ mächtigen Schicht, die als eine Fortsetzung des Markes angesehen werden kann, denn

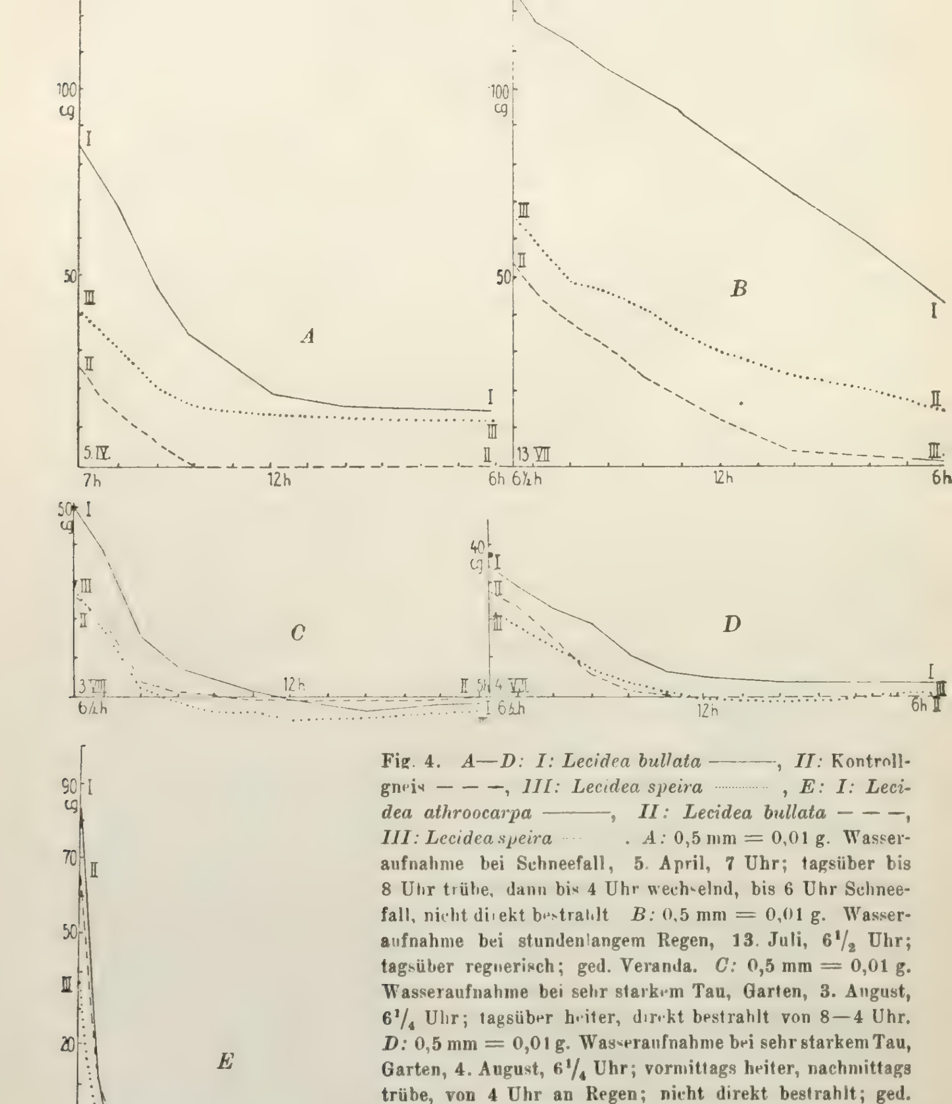


Fig. 4. *A—D: I: Lecidea bullata* ———, *II:* Kontrollgneis — — —, *III: Lecidea speira* ········ , *E: I: Lecidea athroocarpa* ———, *II: Lecidea bullata* — — —, *III: Lecidea speira* ······ . *A:* 0,5 mm = 0,01 g. Wasseraufnahme bei Schneefall, 5. April, 7 Uhr; tagsüber bis 8 Uhr trübe, dann bis 4 Uhr wechselnd, bis 6 Uhr Schneefall, nicht direkt bestrahlt. *B:* 0,5 mm = 0,01 g. Wasseraufnahme bei stundenlangem Regen, 13. Juli, 6$^1/_2$ Uhr; tagsüber regnerisch; ged. Veranda. *C:* 0,5 mm = 0,01 g. Wasseraufnahme bei sehr starkem Tau, Garten, 3. August, 6$^1/_4$ Uhr; tagsüber heiter, direkt bestrahlt von 8—4 Uhr. *D:* 0,5 mm = 0,01 g. Wasseraufnahme bei sehr starkem Tau, Garten, 4. August, 6$^1/_4$ Uhr; vormittags heiter, nachmittags trübe, von 4 Uhr an Regen; nicht direkt bestrahlt; ged. Veranda. *E:* 0,5 mm = 0,01 g. Wasseraufnahme bei künstlicher Bewässerung, 9. August, 10$^3/_4$ Uhr; Verdunstung bei heiterem Wetter und direkter Bestrahlung; nur zwischen 12 und 2 Uhr zeitweise bewölkt.

ihre Zellwände werden gleich denen der Markhyphen von Jod gebläut. Noch weiter nach innen folgen dann die zu kleinen Gruppen vereinigten Gonidien mit ihren Umhüllungszellen; sie bilden eine etwa 50 μ mächtige Schicht. Unter ihr liegt das farblose Mark mit sehr viel leeren Gonidienhüllen, also eine echte Hyponekralschicht. Sie wird von Adern der Amyloidhyphen durchzogen, die sich nach Zusatz von Chlorzinkjodlösung durch ihre Blaufärbung deutlich von den roten Gonidienhüllen abheben. Läßt man die Schnitte eintrocknen, so entstehen dort, wo das Amyloidgewebe ist, große Lücken; läßt man Wasser zufließen, so verschwinden sie wieder, nur die kleineren Lücken der leeren Gonidienhüllen bleiben bestehen.

Die im April bei Schnee, Eis und Reif durchgeführte erste Versuchsreihe mit diesen beiden so verschieden gebauten, nahe verwandten Flechten gibt zugleich Antwort auf die Frage nach der Wasserversorgung der Krustenflechten unter so ungünstigen Lebensbedingungen. Sie durchzuführen, schien mir nicht überflüssig, nachdem durch Henrici[1]) nachgewiesen worden ist, daß höhere Pflanzen noch bei -15^0 zu assimilieren vermögen. Folgende Ergebnisse seien ausgeführt: Die Wasseraufnahme der *L. bullata* übertrifft bei Regen- und Schneegemisch, sowie bei reinem Schneefall die von *L. speira* um das Doppelte; bei Reif hingegen ist die Gewichtszunahme beider Flechten fast gleich, zuweilen die von *L. speira* größer als jene. Im Sommer waren die Befunde folgende: Regen wurde von *L. bullata* ungefähr doppelt so viel aufgenommen als von *L. speira;* bei Tau (Fig. 4 *B*) betrug die Gewichtszunahme jener $^2/_3$ bis $^4/_3$, bis zum Doppelten (Fig. 4 *C*, *D*) von dem Zuwachs dieser. Dieser Widerspruch des Verhältnisses zwischen Tau und Reif erklärt sich daraus, daß im Sommer das infolge von Abkühlung auf den beiden Steinflechten verdichtete Wasser sofort verschluckt worden ist, wie an dem matten Aussehen der beiden Lager erkannt werden konnte. Nach den kalten Aprilnächten aber war bei Lupenbetrachtung deutlich ein glänzender Überzug von Eistäfelchen zu sehen. Der Porphyr ist wahrscheinlich ein besserer Wärmeleiter als der Gneis, kühlt sich darum stärker ab und verdichtet deshalb auf seiner Oberfläche mehr Wasserdampf zu Eis, das schon während der Wägung schmilzt und alsbald verdunstet. Dafür spricht auch die zweite Tat-

1) Henrici, Marg., Zweigipflige Assimilationskurven. Basel 1921. Ref. in Zeitschr. f. Bot., Jahrg. 14, S. 252.

sache, daß der Wasserverlust der bereiften *L. speira* in dem ersten Zeitabschnitt zwischen 7 und 7½ Uhr trotz der niedrigen Temperatur von 2—3° C 1½mal mehr beträgt als der von *L. bullata*. Im allgemeinen entspricht die Wasserabgabe der Wasseraufnahme: hat *L. bullata* das Doppelte von *L. speira* aufgenommen, so gibt sie nachher das Doppelte ab, und zwar verteilt sich die Wasserabgabe so, daß am Vormittag 4—5mal so viel verdunstet wie am Nachmittag. Das konnte Anfang April sowohl bei direkter Bestrahlung, wie auch bei bewölktem Himmel bestätigt werden, sowohl nach vorausgegangener starker Aufnahme von Schnee und Regen, wie auch nach schwacher Tau- oder Reifaufnahme. Dieser Satz gilt jedoch nicht mehr für den Juli mit seinen höheren Temperaturen: bei regnerischem Wetter (Fig. 4*B*) ist die Wasserabgabe der *L. bullata* am Vormittag nicht größer als in den 6 Nachmittagsstunden, bei *L. speira* 2mal größer. Bei geringer Wasseraufnahme (Tau) ist die Abgabe des aufgenommenen Wassers gewöhnlich schon am Vormittag beendigt (Fig. 4*C*, *D*). Aber sowohl bei trüber Witterung, als auch bei direkter Bestrahlung gelangt die *speira*-Kurve etwas früher auf der Nullinie an als die von *L. bullata*. Bei direkter Bestrahlung (3. August) macht sich dieser Gegensatz stärker bemerklich als bei bewölktem Himmel: die *speira*-Kurve ist bereits früh 9 Uhr 2 cg unter der Nullinie angekommen, *L. bullata* überschreitet sie erst nachmittags 2 Uhr um 1 cg. Bei andauernd regnerischem Wetter (13. Juli) erreicht keine (Fig. 4*A*) der beiden Kurven die Nullinie, aber die von *L. bullata* bleibt 43, die von *L. speira* bloß 14 cg über ihr. Daß diese Verzögerung der Verdunstung, diese größere Widerstandsfähigkeit gegen Wasserverlust dem Vorhandensein der Epinekralschicht zuzuschreiben ist, läßt sich nicht unbedingt behaupten.

Später wurden *Lecidea bullata* und *L. athroocarpa* den verschiedensten Bedingungen ausgesetzt, um die Wirkung der Epinekralschicht der ersten und der Pseudokutikula der zweiten zu erkennen.

Das zerschnittene Lagerstück von *L. athroocarpa* auf Porphyr von Predazzo in Südtirol hatte 787 μ Mächtigkeit, war aber in den unteren 644 μ von zahllosen Gesteinssplittern durchsetzt. Der oberste, durchschnittlich 140 μ mächtige Abschnitt war gesteinsfrei und bestand von außen nach innen aus der 8 μ dicken Pseudokutikula, der 31 μ mächtigen Rinde, der 96,8 μ mächtigen Gonidienzone und einem etwa 40 μ mächtigen Streifen eines ziemlich dichten

Plektenchyms, in dem nach Zusatz von Chlorzinkjod auch zahlreiche Gonidienhüllen zu sehen sind. Von hier aus reichen diese wenigstens 160 μ tief in das gesteinssplitterführende Mark hinein, so daß man der Flechte eine 200 μ mächtige Hyponekralzone zuschreiben muß. Die Rinde ist 8—10schichtig, ihre Zellen sind 4—5, selten 6 μ dick, sehr plasmaarm, dickwandig und völlig lückenlos miteinander verbunden. Die nach dem Tode abgeplatteten bilden am Außenrand der Rinde die Pseudokutikula, die sich hiernach von dem viel dickeren, zum Teil aus Gonidienhüllen zusammengesetzten „dichten Häutchen" der *Lecanora badia* von Predazzo unterscheidet.

Die Aufnahmefähigkeit für Regen war bei beiden Flechten fast immer gleich (Fig. 4 *E*), die für Tau ebenfalls oder auch bei *Lecidea athroocarpa* etwas größer. Ein Einfluß der Epinekralschicht oder Pseudokutikula auf die Wasseraufnahme ist nicht erkennbar, was bei ihrer Dünne auch nicht zu erwarten war; diese Eigenschaft hängt vom Bau des ganzen Lagers, insbesondere von seiner Mächtigkeit ab. Andererseits sprechen gewisse Tatsachen dafür, daß die Pseudokutikula in Gemeinschaft mit der mächtigen und dichten Rinde die Abgabe von Wasser verlangsamen kann. Nachdem z. B. in der Nacht vom 1. zum 2. August beständig leiser Regen niedergegangen war, der auch während des ganzen folgenden Tages andauerte, zeigte *L. bullata* einen Gewichtszuwachs von 126,5, *L. athroocarpa* von 99 cg. Das aufgenommene Wasser wurde von ersterer bis auf 25 cg abgegeben und zwar in so gleichmäßiger Weise, daß die Kurve fast aussieht wie mit dem Lineal gezogen. Die von *L. athroocarpa* läuft der ersten bis 11 Uhr parallel, von da an senkt sie sich schwächer und endigt 24 cg über der Nulllinie. Bis 11 Uhr hat *L. athroocarpa* 40, *L. bullata* 40,5 cg abgegeben, in den sechs Nachmittagsstunden jene 34 und diese 54. Erstere hat demnach genau $^3/_4$, die zweite etwas weniger als $^3/_4$ des aufgenommenen Wassers verloren. In den Nachmittagsstunden ist bei *Lecidea athroocarpa* zwar eine Verzögerung der Wasserabgabe eingetreten, allein am Vormittage hat sie 40, *L. bullata* nur 32 Hundertteile des aufgenommenen Wassers eingebüßt. — Am 4. August hatten beide Flechten bei sehr starkem Tau 36 cg über Null erstiegen; davon gibt *L. athroocarpa* bis 9 Uhr 16, bis 2 Uhr noch 9 cg, *L. bullata* aber 13 und 14 cg ab. Infolgedessen zieht die *athroocarpa*-Kurve bis 10 Uhr unter der *bullata*-Kurve hin, überschneidet sie aber dann und bleibt bis 6 Uhr abends unausgesetzt einige Millimeter über ihr. Die Verdunstung ist in diesem

Falle bei heiterem Wetter, aber nicht direkter Bestrahlung vor sich gegangen; demnach kann für regnerisches und klares Wetter eine Hebung der *athroocarpa*-Kurve festgestellt werden. — Nach sehr starkem Tau hatte am 6. August *L. athroocarpa* 36, *L. bullata* nur 24 cg Wasseraufnahme; davon gab die erste bis 9 Uhr 31,5, die zweite 21 cg ab. In Aufnahme und Abgabe verhalten sich beide Flechten wie 3 : 2. Während der 5 nächsten Stunden, bis 2 Uhr nachmittags, kehrte sich das Verhältnis um: *L. athroocarpa* gab nur 9, *L. bullata* 14 cg ab. Zwischen 4 und 6 Uhr nahm jene sogar noch 1 cg Wasserdampf auf und endigte darum 8 cg, diese 6 cg über Null.

Von dieser Regel, daß bei *L. athroocarpa* eine nachträgliche Verlangsamung der Wasserabgabe eintritt, gibt es allerdings Ausnahmen, auf die nicht näher eingegangen werden soll.

Ob hierbei die Epinekralschicht der einen und die Pseudokutikula der anderen einen Einfluß ausüben, läßt sich nicht behaupten, um so weniger als die gleichzeitig mit geprüfte *L. speira*, der weder die eine noch die andere Schicht eigen ist, die beiden anderen Flechten an Widerstandskraft gegen Wasserabgabe übertrifft. Diese Tatsache hat sich herausgestellt, als am 9. August diese drei Flechten künstlich bewässert worden waren: obgleich *L. speira* nur halb so viel Wasser aufgenommen hatte wie *L. athroocarpa* und nicht einmal die Hälfte von *L. bullata*, wird ihre Kurve bei direkter Bestrahlung doch schon nach 3/4 Stunde von den beiden anderen Kurven unterschnitten und endigt 6 Uhr abends 6 cg unter Null, die beiden anderen 8 und 10 cg.

Alle diese Untersuchungen endigen mit einem negativen Ergebnis: die Erwartung, daß die Epinekralzone oder doch wenigstens die Pseudokutikula einen verzögernden Einfluß auf die Wasserabgabe ausüben würden, hat sich nicht beweisen lassen. Dies steht im Widerspruch zu den Befunden bei *Lecanora badia* aus Südtirol und aus dem Erzgebirge. Durch wiederholte Versuche konnte die im vorigen Jahre gewonnene Ansicht bestätigt werden, woraus die Folgerung zu ziehen ist, daß Vergleiche einer Flechte, die eine der beiden Schichten besitzt, mit einer anderen Art ohne solche für die Beantwortung der Frage nicht ausschlaggebend sind. Wenn es aber gelänge, eine im Schatten gewachsene *Lecidea athroocarpa* ohne Pseudokutikula zu finden und mit der Sonnenform zu vergleichen, so würden sicherlich Unterschiede nachweisbar sein.

Abschnitt V.

Zusammenfassung.

Die beiderlei felsbewohnenden Laubflechten *Umbilicaria pustulata* und fünf *Gyrophora*-Arten übertreffen in ihrer Aufnahmefähigkeit für Regen alle kalk- und kieselbewohnenden Krustenflechten ganz bedeutend. Einigermaßen nahe kommen ihnen — ohne sie zu erreichen — nur die Krustenflechten mit unterseitigen Anhängseln, nämlich *Pannaria* mit ihrem Hypothallus, *Lecothecium* durch seinen korallinen Bau und seine mächtige Hyponekralschicht und *Diploschistes bryophilus* durch sein abgestorbenes Moospolster. — *Umbilicaria pustulata* verdankt ihre große Aufnahmefähigkeit hauptsächlich ihrer spalten- und grübchenreichen Oberflächenbeschaffenheit, *Gyrophora* der Mächtigkeit seines „dichten Markes". Bei den kieselbewohnenden Krustenflechten ohne unterseitige Anhängsel muß die Hyponekralschicht als Hauptaufnahmeorgan angesehen werden; mit ihrer Mächtigkeit und ihrem Reichtum an leeren Gonidienhüllen wächst die Aufnahmefähigkeit der Flechte für zugeführtes flüssiges Wasser, wie an *Diploschistes scruposus* verglichen mit *Lecidea*-Spezies oder am Vergleich des auf Quarzit und Glimmerschiefer wohnenden *Rhizocarpon obscuratum* zu sehen ist. Die Aufnahmefähigkeit der endolithischen Kalkflechten beruht auf der Porosität des durch Gonidien und Hyphen zerfressenen Gesteins.

Der auf gleiche Oberfläche bezogenen Fähigkeit, flüssiges Wasser aufzunehmen, steht die auf gleiche Gewichtsmengen (1 g Trockensubstanz) gegenüber: sie ist bei kieselbewohnenden Krustenflechten stets größer als bei Laubflechten, um so größer, je dünner das Lager der letzteren ist. Aber auch ihre Abgabefreudigkeit ist größer als die der Laubflechten, im ersten Zeitabschnitt nach erfolgter Wasseraufnahme ganz besonders. Dagegen kann sich in den Nachmittagsstunden bei direkter Bestrahlung das Verhältnis umkehren: die Laubflechte hat stärkere Wasserverluste als die Krustenflechte, ihre Kurve sinkt unter die Nullinie, während die der Krustenflechte über ihr bleibt.

Die Aufnahmefähigkeit für Tau ist bei den Laubflechten meist nur um einen Bruchteil größer als bei Krustenflechten mit gleicher Oberfläche oder sogar um 4—13 Hundertteile kleiner (verglichen mit *Diploschistes scruposus*).

Die kalk- und kieselbewohnenden Krustenflechten sind vor den felsbewohnenden Laubflechten durch größere Widerstandskraft gegen die Abgabe von Wasser ausgezeichnet, was bei direkter Bestrahlung noch deutlicher hervortritt als bei indirekter oder bei regnerischem Wetter. Bei den Kalkflechten kann das aus der Porosität des von ihnen bewohnten Kalks oder Dolomits erklärt werden, bei den Kieselflechten aus der unzähligen Menge entleerter Gonidien und Hyphen der Hyponekralschicht, bei *Pannaria* aus der dichtfilzigen Beschaffenheit des Hypothallus, bei *Diploschistes bryophilus* aus der gleichen Beschaffenheit des Moospolsters. Dagegen ist der koralline Bau von *Lecothecium* weniger zum Festhalten als zur Aufnahme von viel Wasser geeignet.

Die Aufnahmefähigkeit für dampfförmiges Wasser nach starker Entwässerung ist unter den Laubflechten bei *Gyrophora vellea* und *cylindrica* größer als bei *Umbilicaria*, auffallend größer als bei *G cirrosa*, unter den Krustenflechten am größten bei den beiden *Diploschistes*-Arten und bei *Pannaria*, bei *Rhizocarpon obscuratum* auf Glimmerschiefer größer als bei der gleichen Flechte auf Quarzit.

Die leeren Gonidienhüllen der Hyponekralzone, denen all diese Vorzüge der Krustenflechten zu danken sind, wirken nicht durch eine ungewöhnliche Hygroskopizität ihrer Wände. Das hat sich gezeigt, als gleichartige Rinden mit und ohne grünen Algenüberzug auf ihren Wasserhaushalt geprüft wurden: sie zeigten, nachdem der Zellinhalt getötet worden war, keinen Unterschied in der Tauaufnahme. Man wird darum annehmen müssen, daß sich die vielen Höhlungen mit Wasserdampf füllen, nachdem die Wände mit flüssigem Tau gesättigt worden sind. Nur bei anhaltendem Regen werden sie flüssiges Wasser enthalten.

Beim Vergleich von Kieselgestein bewohnenden Flechten mit flechtenfreiem Gestein gleichen Ursprungs zeigte sich in zwei Fällen, daß letzteres hinter ersterem an Aufnahmefähigkeit zurückbleibt, daß es das äußerlich anhaftende Wasser viel schneller abgibt, besonders aber im ersten Zeitabschnitt viel Wasser verliert. Wasserdampf vermögen diese Kontrollgesteine, von besonderen Umständen abgesehen, nicht aufzunehmen.

Ein und dieselbe Krustenflechte, auf verschiedenem Gestein gewachsen, verhält sich dem Wasser gegenüber ganz verschieden: leicht zersetzbare Gesteine begünstigen, wie es scheint, die Entstehung eines mächtigeren Thallus mit Hyponekralzone und ermöglichen

darum die Aufnahme und das Festhalten größerer Wassermengen in flüssigem und gasförmigem Zustande.

Die Pseudokutikula, vielleicht auch die Epinekralschicht, verlangsamen wahrscheinlich die Verdunstung des aufgenommenen Wassers, was aber nur aus dem Vergleich von Standortsformen derselben Art, einer mit und einer anderen ohne dieses „dichte Häutchen", sicher erschlossen werden kann.

Ihrer großen Widerstandsfähigkeit gegen Wasserabgabe, selbst bei direkter Bestrahlung, verdanken viele mit Hyponekralschicht ausgestattete Krustenflechten die Kunst, freistehende Felsen über und über zu besiedeln, nicht allein an der Nord- und Westseite, sondern auch an der den Sonnenstrahlen am stärksten ausgesetzten Südseite. Mit dieser Eigenschaft vereinigt *Diploschistes scruposus* auch noch die, Tau und Wasserdampf in erhöhtem Grade aufzunehmen, und diesen Vorzügen ist es jedenfalls zuzuschreiben, daß sie auf sonnigen Basalthalden nicht nur gedeiht, sondern andere Krustenflechten überwuchert und sie zum Absterben zwingt. — Auch von *Gyrophora*-Arten sieht man quadratmetergroße Flächen derselben Felsen bedeckt, aber nach meinen Beobachtungen nie an der Südseite; jedenfalls bevorzugen sie in den mir bekannten Erzgebirgsstationen die weniger besonnten Felsflächen, weil sie der direkten Bestrahlung geringeren Widerstand entgegensetzen können. —

Im Gegensatz zu den mit besonderen Speicherorganen ausgestatteten Krustenflechten gibt es auch welche, die mangelhaft ausgerüstet sind und dennoch Hunderte von Quadratmetern bedecken, wie *Rhizocarpon geographicum* DC. Als ich seine dickstkrustige Form *geronticum* Ach. mit *Lecidea bullata* und *speira* den gleichen Bedingungen ausgesetzt habe, zeigte es sich in jeder Beziehung unterlegen, in der Wasseraufnahme und in der Festigkeit, mit der das Wasser zurückgehalten worden ist. Man wird daraus schließen dürfen, daß es kieselbewohnende Krustenflechten gibt, deren Plasma Austrocknung leichter verträgt und vielleicht bei geringerem Wassergehalt als andere Flechten seine Assimilationstätigkeit ausüben kann. Doch ist dies nur eine Annahme, die durch umfängliche Assimilationsversuche bestätigt werden müßte. Sehr wünschenswert wäre es, wenn hierbei und bei der etwaigen Fortsetzung der Untersuchung über den Wasserhaushalt der Flechten der jeweilige Wasserdampfgehalt der Luft hygroskopisch festgestellt würde. — Daß solche Assimilationsversuche an Flechten durchführ-

bar sind, lehrt die oben angeführte Arbeit von M. Henrici und die von Thomas[1]) angeführte Tatsache, daß eine aus der Libyschen Wüste stammende Flechte in England 5 Jahre lang am Leben geblieben und gewachsen ist, obgleich man ihr kein flüssiges Wasser zugeführt hat.

1) Thomas, H. H., Some observations on plants in the Libyan desert. Journ. of Ecology, 1921, 9, 75—88; ref. in Botan. Centralbl., N. F., I, 283.

Über das Verhalten von Pflanzenzellen gegenüber Anilinfarbstoffen.

Von

Reinhold Schaede.

Mit 1 Textfigur.

Die Wirkung von Anilinfarbstoffen auf Pflanzenzellen ist schon wiederholt untersucht worden, und doch sind auf diesem Gebiete noch mancherlei Unklarheiten vorhanden. So steht z. B. immer noch nicht fest, ob das lebende Plasma färbbar ist oder nicht; dies wird von der einen Seite behauptet (Ruhland, 1912, S. 381 und 425), von der anderen aber energisch bestritten (A. Meyer, 1920, S. 477 u. 478). Die Mehrzahl der Autoren beschränkt ihre Untersuchungen überhaupt darauf, ob der Farbstoff in die Zelle aufgenommen wird oder nicht, und zieht dann daraus im Zusammenhang mit den chemischen und physikalischen Eigenschaften der Farbstoffe Schlüsse auf die Permeabilität des Plasmas und auf seinen Bau mit dem Erfolge, daß eigentlich jeder der Autoren zu einer anderen Theorie gelangt. So besorgen, um nur das Wichtigste zu erwähnen, nach Overton (1900) die Lipoide die Aufnahme der Farbstoffe; Ruhland (1908, 1912) hingegen behauptet, das Plasma verhalte sich ihnen gegenüber wie ein Ultrafilter; nach Czapek (1915) kommen nur die hydroiden Medien für die Adsorption in Betracht, während Collander (1921) wiederum der Overtonschen Hypothese mit einigen Abänderungen zuneigt. Was dagegen in der Zelle beim Eindringen des Farbstoffes vorgeht, wird nur gelegentlich nebenbei kurz erwähnt; allein Pfeffer (1886) macht darüber nähere Angaben, die indessen auch nicht recht befriedigen und infolge der angewandten, allgemein üblichen Methode auch zu keinem anderen Ergebnis führen konnten.

Demgegenüber stellte ich mir die Aufgabe, zu prüfen, wie eine Zelle sich gegenüber Anilinfarbstoffen verhält, wobei weniger Wert darauf gelegt wurde, viele Pflanzen und viele Farbstoffe heranzuziehen, als vielmehr die Wurzelhaare einer Pflanze, *Hydrocharis Morsus ranae*, und wenige Farbstoffe genau und eingehend zu untersuchen. Warum gerade die genannte Pflanze gewählt wurde, wird später erörtert werden.

Bei den Vorversuchen, die hauptsächlich mit Methylenblau, Methylviolett und Säurefuchsin ausgeführt wurden, zeigte sich sehr bald, daß die übliche Methode, bei der man ganze Pflanzen oder Teile in Farblösungen schwimmen läßt, nicht anwendbar war; denn sie gestattet, abgesehen von anderen Eigenschaften, die, wie gezeigt werden wird, zu Fehlern führen können, durch Kontrollen in bestimmten Zeitabschnitten nur die Beobachtung jeweiliger Zustände, nicht aber die von Vorgängen, besonders an den Haaren ein und derselben Wurzel. Nur eine Dauerbeobachtung konnte hier Erfolg versprechen.

Die alte Methode hat noch das Mißliche, daß die nicht selten tagelang in den Farblösungen liegenden Pflanzen oder deren Teile durch den Aufenthalt bei unnatürlichen Verhältnissen in den Glashäfen im Laboratorium sicherlich ungünstig beeinflußt werden, worauf Pfeffer (1886, S. 185) schon hinweist. So könnte man auf diese Weise Wirkungen in der Zelle zu Gesicht bekommen, die in erster Linie gar nicht auf den Farbstoff zurückzuführen sind, sondern auf die veränderten Lebensbedingungen. Diese können die Aufnahmefähigkeit und die Reaktion der Zelle gegenüber dem normalen Zustand verändern, so daß sie gegen den Farbstoff ein Verhalten zeigt, das unter normalen Umständen nicht eintreten oder anders ausfallen würde.

Diese Erwägungen sind keineswegs rein theoretischer Natur. Ich hatte wiederholt Gelegenheit zu sehen, daß z. B. eine *Spirogyra*, die im Freien kurze, trommelförmige Zellen besaß, diese im Laboratorium, an einem Südfenster gehalten, zu längeren Zylindern streckte. Ferner wurde versucht, *Hydrocharis Morsus ranae* im Gewächshaus in einem großen Bottich zu halten. Ihre Wurzeln wuchsen hier schnell zu bedeutender Länge an, die Wurzelhaare blieben kurz und die lebenden überzogen eine längere Strecke der Wurzel als bei den Exemplaren aus dem Teich des botanischen Gartens. Die morphologischen Veränderungen sind aber doch

letzten Endes nichts anderes als Auswirkungen von irgendwelchen Umstellungen im Protoplasten selbst, hervorgerufen durch die geänderten Lebensbedingungen; und ebensogut wie sich jene auf die sichtbare Form erstrecken, können sie auch den der Beobachtung nicht unmittelbar zugänglichen Chemismus der Zelle beeinflussen. In der Tat zeigten denn auch die Wurzelhaare der Pflanzen aus dem Bottich bei den Vorversuchen anderes Verhalten gegenüber den Farbstoffen als die von Pflanzen aus dem Teich, ja es waren schon Unterschiede bemerkbar, wenn die Pflanzen in einem Glashafen 24 Stunden im Laboratorium stehen geblieben waren. Aus diesem Grunde wurde das Material stets frisch dem Teich entnommen.

Ferner stellte sich bei den Voruntersuchungen heraus, daß es nicht möglich war, die Dauerbeobachtung in großen flachen Schalen vorzunehmen; kleine Gefäße scheiden ja von vornherein aus, weil bei den starken Verdünnungen Flüssigkeitsmengen von mindestens ½ l angewendet werden müssen. Teils entstanden so große technische Schwierigkeiten, daß die Beobachtung sehr darunter litt, teils war zu bemerken, daß bei Säurefuchsin um die Wurzelspitze sich eine hellere Zone infolge Absorption des Farbstoffes aus der Lösung bildete, deren Konzentrationsgefälle sich also nach dem Objekt hin nicht schnell genug ausglich. Da nun die Säurefuchsinlösung verhältnismäßig stark war, etwa 0,1 %, ist mit Sicherheit anzunehmen, daß in dünneren Lösungen sich erst recht um das Objekt eine Zone niedriger Konzentration bildet; denn es stehen viel weniger Molekel zum Ausgleich bereit, und ihre Wege sind verhältnismäßig viel weiter als in einer starken Lösung. Optisch wahrnehmbar, wie in dem besonderen Falle bei Säurefuchsin, braucht die Zone entsprechend einem langsameren Gefälle nicht zu werden. Daraus folgt, daß zur Unterstützung der Diffusion in den Lösungen leichte Erschütterungen, die auf Tischen aufgestellte Gefäße mit Untersuchungsobjekten erleiden, sowie Temperaturschwankungen nicht ohne weiteres genügen, wie Pfeffer (1886, S. 184) annahm, sondern die Flüssigkeit müßte dauernd durch ein Rührwerk in Bewegung gehalten werden. Die folgenden Untersuchungen werden zeigen, daß bei der angewandten neuen Methode weit schwächere Lösungen benutzt werden mußten und daß diese sich viel giftiger erwiesen, als es bei den gleichen oder höheren Konzentrationen Pfeffers der Fall war, der Pflanzen tagelang in diesen beließ, ohne daß sie abstarben. Offenbar befanden sich seine Objekte in einer

selbstgebildeten Zone schwacher Konzentration, und es ist darum nicht zu verwundern, wenn sie so lange Zeit darin aushielten. Schwimmen noch dazu ganze Pflanzen oder größere Stücke in schwachen Lösungen, so verteilt sich der Farbstoff auf eine so große Fläche, daß sich unmöglich angeben läßt, welche Konzentration eigentlich auf die einzelne Zelle gewirkt hat.

Nachdem sich also das bisherige Verfahren für eine Dauerbeobachtung untauglich erwiesen hatte, führte Überlegung zu dem Schluß, daß sichere Beseitigung der Schwierigkeiten nur zu erwarten war, wenn das Objekt eine gewisse, ihm angemessene Zeit lang in einem Flüssigkeitsstrom untersucht würde, der ja stets neue Lösung an die Zellen heranbringt.

Zu diesem Zwecke wurde ein besonderer Objektträger gebaut. Auf einen dünnen Glasstreifen von 18 cm Länge und 3,5 cm Breite wurden mit Canadabalsam längs zwei schmale 12 cm lange Glasstreifen mit der Fläche so aufgekittet, daß zwischen ihnen ein Deckglas von 18 mm Kantenlänge gerade Platz hat. An den beiden

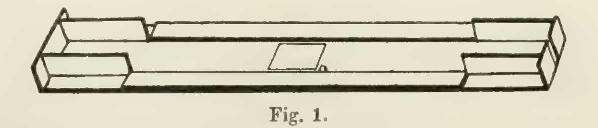


Fig. 1.

Enden der schmalen Streifen wurden 3 cm lange Streifen längs mit der Kante aufgeklebt, und die Schmalseiten des ganzen Objektträgers mit je einem Glasstreifen verschlossen, so daß an seinen Enden zwei flache Kästchen entstehen, die jeweils nach der Mitte zu keine Wand besitzen. Die eine der Schmalwände des Objektträgers ist von einem Schlitz durchbrochen, in den beim Betrieb ein Flöckchen Glaswolle eingehängt wird. Die Textfigur zeigt ein Bild des Apparates in $^1/_3$ der natürlichen Größe. Diesen kann man sich bei einiger Geschicklichkeit aus dem Glas photographischer Platten leicht selbst herstellen. Er wird sicherlich auch für andere Zwecke gut zu verwenden sein, wo es sich um Untersuchungen in Flüssigkeitsströmen handelt.

Dieser Objektträger wird nun gehandhabt wie ein gewöhnlicher. Das Objekt kommt möglichst in die Mitte in einen Tropfen Wasser und wird mit einem Deckglas bedeckt, dessen Kanten mit einem feinen Rand von Maskenlack umzogen sind, um ein Übertreten von Flüssigkeit auf dieses zu verhindern. Damit das Deckglas nicht

etwa vom Flüssigkeitsstrom gerückt wird, ist auf den Objektträger ein ganz kleiner Glaskeil aufgekittet (s. Figur). Es empfiehlt sich ferner, die Leisten des Objektträgers mit einem Hauch von Talg oder einem anderen festen Fett zu überstreichen, damit die Flüssigkeit nicht auf sie übertreten kann. Die Farblösung wurde in einen Tropftrichter gegeben und in einem entsprechend gebogenen Rohr mit einer Träufelspitze in das obere Ende des Objektträgers geleitet, während die Glaswolle am unteren Ende für das Ablaufen in eine Glasschale sorgt. Selbstverständlich muß die Bahn des Objektträgers frei von Fett und tadellos benetzbar sein. Wenn nötig, hilft man im Anfang des Versuches mit einem kleinen Pinsel dem Farbstoffstrom zu gleichmäßiger Verbreitung nach. Durch geeignete Stellung des Hahnes am Tropftrichter und richtiges Anbringen des Glaswolledochtes zu Ableitung kann man unschwer einen gleichmäßigen, raschen Strom über das Objekt unter dem Deckglas erzielen; gutes Arbeiten gibt sich dadurch zu erkennen, daß durch das mikroskopische Gesichtsfeld winzige Körperchen mit großer Schnelligkeit getragen werden. Der Tropfenfall wurde so eingestellt, daß in einer Stunde etwa $^1/_2$ Liter den Apparat passierte. Bei Lösungen von 0,0001 % und weniger zirkulierte während der Beobachtungszeit 1 Liter, bei stärkeren 500 ccm.

Die Farbstoffe wurden für eine Reihe von Versuchen in Aqua dest. gelöst, das in Gefäßen von Jenenser Glas selbst bereitet wurde und einige Tage an der Luft stehen blieb zur Aufnahme von Sauerstoff und Kohlensäure. Ein Versuch erwies dessen Unschädlichkeit, während gekauftes destilliertes Wasser im Verlauf von 6 Stunden erhebliche Schädigungen verursachte. Für eine andere Reihe wurde Leitungswasser verwendet, das in einem großen Bottich im Gewächshaus abgestanden war und vor Gebrauch filtriert wurde, weil reichlicher Algenwuchs darin zu finden war. Auch dieses Wasser wurde als unschädlich festgestellt. Die beiden Versuchsreihen gaben bei einigen Farbstoffen beträchtliche Unterschiede, wie gezeigt werden wird. Das Breslauer Leitungswasser reagiert alkalisch infolge seines Gehaltes an Kalzium-Bikarbonat. Regenwasser stand mir leider nicht zur Verfügung; Teichwasser, das für die dem Teich entnommenen Pflanzen vielleicht das beste gewesen wäre, habe ich wegen seines hohen Gehaltes an Bakterien und gelösten mineralischen wie organischen Stoffen absichtlich vermieden.

Sehr beachtenswert ist, daß Lösungen einiger Farbstoffe nicht beständig sind. So blaßte Bismarckbraun und Säurefuchsin in Aqua dest. gelöst beim Stehen an der Luft und im Licht binnen 24 Stunden merklich ab. Lösungen von Anilinblau und Säurefuchsin in abgestandenem Leitungswasser wurden binnen wenigen Stunden erheblich heller, und Neutralrot änderte seine Farbe in Orange. Darum wurden für die Beobachtungen stets frisch bereitete Lösungen benützt. Für die Veränderungen der Lösungen in Leitungswasser ist ohne Zweifel dessen basische Reaktion verantwortlich zu machen; denn nach Zusatz von Salzsäure kehrt z. B. bei Säurefuchsin die rote Farbe wieder, während Basen wie Ammoniak, Natron- und Kalilauge bei schwachem Zusatz eine Änderung der Farbe in Orange und bei stärkerem völliges Verblassen herbeiführen.

Vorsicht ist auch mit den Farbstoffen selbst geboten, da sie mitunter nicht rein sind. So enthielt beispielsweise ein Methylgrün, das benutzt werden sollte, offenbar noch einen violetten Farbstoff und mußte darum gestrichen werden.

Bei allen Versuchen dieser und ähnlicher Art kommt es darauf an, eine Lösung von geeigneter Konzentration anzuwenden. Ganz allgemein gesagt, sind zwei Konzentrationen immer möglich, die eine so schwach, daß sie unwirksam ist, die andere so stark, daß sie in kürzester Zeit tödlich wirkt. Diese Möglichkeiten sind indessen nicht allein bei Farbstoffen geboten, sondern überhaupt bei allen Stoffen, die Eingang in die Zelle finden, auch bei den Nährsalzen. Derartige Konzentrationen scheiden natürlich von vornherein aus. Die Dosis des Farbstoffes ist zu finden, die einerseits Wirkungen an dem jeweiligen Objekt hervorruft, andererseits aber auch längere Zeit oder dauernd ohne Schaden vom Protoplasten ertragen wird. Einen ähnlichen Gedanken äußert auch A. Meyer (1920, S. 477). Hier ergeben sich wiederum zwei Extreme, bedingt durch zwei Komponenten, nämlich Aufnahmefähigkeit der zu untersuchenden Zellen für den Farbstoff und dessen Giftigkeit. Auf der einen Seite stehen Farbstoffe, die sehr giftig sind, aber auch sehr stark gespeichert werden. Bei diesen ist eine erträgliche Konzentration kaum festzustellen, weil bei richtiger Versuchsanstellung selbst ganz geringe Spuren dem Wasser entzogen und in der Zelle gespeichert werden und darum über kurz oder lang tödlich wirken. Auf der anderen Seite finden sich Farbstoffe, die mäßige Aufnahme finden und wenig giftig sind. Hier läßt sich

unschwer eine Lösung finden, die in der Zelle ohne Schädigung Färbungen und andere Reaktionen veranlaßt.

Für die verwendeten Farbstoffe vermag ich leider die Fabriken nicht anzugeben; es kommt indessen insofern weniger darauf an, als ja auch die Erzeugnisse der gleichen Fabrik verschieden ausfallen. Jedenfalls waren es einwandfreie Farbstoffe aus der Vorkriegszeit, die sich in den Beständen des Pflanzenphysiologischen Institutes vorfanden.

Bei der Auswahl des Objektes wurde mit großer Sorgfalt vorgegangen. Ich glaube, daß man zu Untersuchungen von lebenden Objekten in Lösungen nur Pflanzen oder Teile von ihnen benutzen darf, die es gewöhnt sind, ihren gesamten Stoffaustausch, auch den Gaswechsel, aus dem Wasser zu besorgen. Es kämen also nur Wasserpflanzen oder die Wurzeln von Landpflanzen in Frage. Bringt man nämlich oberirdische Teile oder Gewebestücke von Landpflanzen in die Lösungen, wie das so vielfach geschehen ist, so versetzt man sie ohne Zweifel in abnorme Verhältnisse, unter denen eine normale Reaktion nicht zu erwarten ist. Denn diese Pflanzenteile sind — ganz abgesehen von der für Wasser schwer durchlässigen Kutikula — gewöhnt, ihren Gasbedarf aus der Luft zu decken und ihre Nährstoffe den umgebenden Zellschichten zu entnehmen; sie werden also im Wasser vor allem mit ihrem Gasaustausch in Schwierigkeiten geraten und wohl noch eine Zeitlang ihr Leben fristen können, aber unter ungünstigen Umständen oder, wenn man will, in krankhaftem Zustande, der indessen optisch nicht wahrnehmbar zu sein braucht. Wäre dem nicht so, dann müßte man Landpflanzen ohne weiteres unter Wasser züchten können. Die Erfahrung lehrt hingegen, daß Keimlinge unter Wasser sich nur schwach entwickeln und bald zugrunde gehen.

Unter diesen Voraussetzungen wurden die Wurzelhaare von *Hydrocharis Morsus ranae* als sehr günstig befunden; sie sind nicht zu zart, aber doch gut durchsichtig und haben vor grünen Pflanzenteilen den Vorzug, daß die Beobachtung und Beurteilung der Färbungen nicht durch Chlorophyllkörner gestört wird. Als Indikator für das Wohlbefinden der Zellen wurde die Rotation des Plasmas benutzt, wie das andere Autoren ebenfalls getan haben; sie ist zwar kein absolut untrügliches Mittel, wird aber im allgemeinen doch richtige Aufschlüsse geben, wenn die Objekte nur immer lebhafte Rotation zeigen, sich also in einigermaßen gleichem Zustand befinden.

Der Bau der Wurzelhaare mag kurz beschrieben werden. Die zylindrische Membran schließt einen schlauchförmigen Protoplasten ein, der seinerseits einen großen Saftraum umgibt. Die Spitze des Haares ist abgerundet, die Basis verbreitert sich in dem Teil, der zwischen die Epidermiszellen eingefügt ist. Hier liegt in einer Plasmahülle der Kern, der durch die Membranen hindurch gewöhnlich nur undeutlich zu erkennen ist. Der Plasmaschlauch ist im allgemeinen sehr dünn und ungleichmäßig stark, nur in jungen Haaren ist naturgemäß die Menge des Plasmas im Verhältnis zum Volumen der Zelle erheblich größer. Den Protoplasten erwachsener Haare durchziehen Bänder von verschiedener Breite und Stärke, die sich verzweigen, so daß das Bild eines unregelmäßigen Netzwerkes entsteht. Dieses ändert seine Gestalt infolge der Rotation unaufhörlich. An der Spitze der Haare pflegt sich das Plasma zu einem kleinen Ballen aufzustauen, in dem die Mikrosomen deutlich hervortreten, die auch in dickeren Bändern des Plasmaschlauches zu erkennen sind, während ganz dünne homogen erscheinen. Im Zellsaft schwimmt, von der Rotation in Bewegung gesetzt, eine Menge sehr kleiner, sternförmiger Kristallaggregate; es sind lockere Sphärite zusammengesetzt aus feinen Nadeln. Ähnliche Gebilde hat Pfeffer (1886, S. 208) in den Wurzelhaaren von *Trianea bogotensis* beobachtet, ihre Natur indessen nicht näher bestimmt.

Da sich nun bei den Vorversuchen herausstellte, daß diese Kristallgebilde mit gewissen Farbstoffen Reaktionen zeigen, wurden sie einer eingehenden Untersuchung unterworfen. Sie verwandeln sich in absterbenden oder geschädigten Haaren ziemlich rasch in glänzende Körnchen oder Kügelchen, so daß in toten Zellen nur noch diese zu sehen sind. Durch Töten der Haare vermittels Wärme wird dieser Zustand leicht herbeigeführt. Die Kristalle lassen sich nur durch Sublimat-Alkohol und Jodjodkalium (Lugolsche Lösung) im natürlichen Zustand fixieren. Bei frischem und fixiertem Material, das in Jod-Alkohol und Alkohol ausgewaschen war, färbten sich die Kristalle mit Jodjodkalium kräftig gelb; in konzentrierter Salpetersäure nahmen sie hellgelbe Farbe an; die nach Zusatz von Natronlauge in Orange überging, Pikrinsäure verursachte Gelbfärbung. Ferner färbten sie sich nach Fixage durch mehrtägiges Verbleiben in dünner Eosinlösung rot und in Säurefuchsin nach der Zimmermannschen Methode ebenfalls rot. Die Biuretreaktion war nicht deutlich genug, da sie zu diffus ausfiel. Trotzdem wird man nach diesem Verhalten gegenüber den Reagentien und Farb-

stoffen kaum fehlgehen, wenn man die Substanz der Kristallaggregate als eine Eiweißverbindung anspricht.

Ganz vereinzelt finden sich im Zellsaft sehr kleine Kristalle von der Gestalt einer Doppelpyramide, die wohl sicherlich aus Kalziumoxalat bestehen. Da sie sehr selten sind und mit den Farbstoffen nicht reagieren, wurden sie nicht näher untersucht.

Das Verhalten der Wurzelhaare gegenüber Methylenblau bei den Vorversuchen erweckte den Verdacht auf Gerbsäureeinschlüsse, die ja recht häufig sind. Pfeffer (1886) hat mehrfach Fällungen von Methylenblau mit Gerbsäure und deren Verbindungen gefunden. Indessen ließ sich diese in den Wurzelhaaren mit keiner Methode nachweisen. *Spirogyra*-Fäden dagegen, die zur Kontrolle in die Reagenzien eingetragen wurden, ergaben ein deutliches Resultat.

Es wurde auch der Versuch gemacht, die Epidermis von *Tradescantia virginica* zu den Beobachtungen heranzuziehen, die sich leicht abziehen läßt und in deren Zellen das Plasma zirkuliert wie in den Staubfadenhaaren der Pflanze. Indessen stellten sich, wie vorauszusehen war, solche Schwierigkeiten ein, daß das Objekt bereits nach Behandlung mit zwei Farbstoffen wieder aufgegeben wurde, weil ein sicheres Ergebnis ausgeschlossen war. Dennoch sollen die Versuche mitgeteilt werden.

Hinsichtlich der speziellen Methodik sind für *Hydrocharis Morsus ranae* noch einige Angaben zu machen. Abgeschnittene, nicht zu dicke Wurzelspitzen mit reichlichen kräftigen Haaren wurden benutzt; denn es hatte sich gezeigt, daß es gleichgültig war, ob jene im Zusammenhang mit der Pflanze oder abgetrennt untersucht wurden, zumal die Versuchsanstellung mit den letzteren sich bedeutend vereinfacht. Die Wurzelspitzen wurden so in einen Tropfen Teichwasser unter Deckglas gebracht, daß die kürzesten Haare dem nunmehr folgenden Farbstoffstrom entgegengewandt waren, die längeren also keinen Farbstoff abfangen konnten. Eine gleichmäßige Bespülung sämtlicher Wurzelhaare ist nicht zu erreichen, weil der Strom gerade in der Mitte zwischen Objektträger und Deckglas sich schneller bewegt als in deren Nähe. Doch hat das sogar einen kleinen Vorteil insofern, als man während des Versuches Vergleiche anstellen kann.

Die Beobachtungszeit wurde auf 6 Stunden festgesetzt. Während dieser waren, wie Versuche bewiesen, die ja recht kurzlebigen Wurzelhaare in Aqua dest. wie im abgestandenen Leitungswasser

sicher noch bei voller Gesundheit, und das ist, wie gesagt, bei allen derartigen Untersuchungen ein unbedingtes Erfordernis, es sei denn, daß auf das Verhalten der normalen Zelle kein besonderer Wert gelegt wird. 6 Stunden bedeuten auch für eine Dauerbeobachtung schon eine nicht unbeträchtliche Anstrengung, zumal man sich keinen Augenblick vom Mikroskop fortrühren darf; denn jeder kann neue Ereignisse in der dauernd beweglichen Zelle bringen, über deren Zustandekommen man nichts aussagen kann, wenn man nicht beobachtet hat.

Im allgemeinen wurde mit Trockensystemen gearbeitet, für besondere Fälle bewährte sich sehr gut eine Wasser-Immersion von Zeiß, Apochromat 2,5 mm, Apert. 1,25. Beste Beleuchtung ist für die Beurteilung der Farben unerläßlich, sie wurde an hellen Tagen leicht erzielt durch Einstellen des Spiegels auf blauen Himmel oder noch besser auf weiße Wolken. Auch eine Gas-Invertlampe leistete gute Dienste, ein geeignetes Blaufilter im Strahlengang macht ihr Licht rein weiß.

Bevor die speziellen Untersuchungen mitgeteilt werden, sei noch bemerkt, daß man keineswegs zu erstaunen braucht, wenn bei einer Nachprüfung abweichende Ergebnisse gefunden werden. Meine Untersuchungen haben mich gelehrt, daß sowohl die allgemeinen Bedingungen der Versuchsanstellung wie die Art der Farbstoffe, ihres Lösungsmittels, ferner die Individualität des Objektes, der ganzen Pflanze wie der einzelnen Zellen, Unterschiede verursachen können, was ja auch Pfeffer (1886) bemerkt und wiederholt erwähnt hat. Bei derartigen subtilen Untersuchungen an der lebenden Zelle ist ohne Zweifel zur Beeinflussung des Ergebnisses eine ganze Reihe von Umständen imstande, wie Ernährungs- und Entwickelungszustände der ganzen Pflanze und der einzelnen Zellen und nach meiner Meinung gewiß auch noch Faktoren unbekannter Art. So beziehen sich denn die folgenden Angaben nicht auf einen speziellen Fall, sondern es sind Mittelwerte, gefunden aus einer langen Reihe von Beobachtuugen während des Sommers der Jahre 1921 und 1922.

Abschnitt I.

Basische Farbstoffe.

Chrysoidin. 0,0002% (1 : 500000) in Aqua dest. und abgestandenem Leitungswasser.

Nach reichlich 10 Minuten färbt sich das Plasma gelb. Die Färbung wird mit der Zeit stärker, so daß eine ausgezeichnete Beobachtung des rotierenden Plasmas möglich ist. Die plasmareichen Haaranlagen in der Epidermis werden intensiv gelb. Auch in den Epidermiszellen selbst wird das sonst schlecht sichtbare Plasma durch Färbung deutlich, es zirkuliert. Andere Wirkungen konnten nicht festgestellt werden, nach 6 Stunden war noch keinerlei Schädigung zu bemerken.

Verschiedenerlei Mittel wurden angewendet, um festzustellen, ob die Färbung das Plasma selbst betrifft oder etwa nur Mikrosomen. Mit der Immersion sieht man in weißem Licht nach Intensivfärbung mit einer stärkeren Lösung die Mikrosomen ohne eine bestimmte Farbe, je nach der Einstellung bald hell, bald dunkel, sie sind demnach nicht gefärbt. Das Plasma dagegen ist gelb auch noch in sehr feinen Schichten. Nach Einschaltung eines Blaufilters erscheint das Plasma im hellblauen Licht gelbgrün, die Mikrosomen dagegen bläulich, also das gleiche Resultat; auch die Kristalle im Zellsaft schimmern grünlich, sind also wie das Plasma gefärbt. Eine Speicherung im Zellsaft findet hingegen nicht statt. Die Plasmolyse zeigte, daß die Plasmafärbung nicht etwa durch eine Färbung der Membran vorgetäuscht wird. Dann wurde nach starker Gelbfärbung Methylviolett (0,0001 %) gegeben, das nur die Mikrosomen färbt, wie die Untersuchung gezeigt hatte. Das Chrysoidin wird zwar binnen etwa 10 Minuten ausgewaschen, indessen kann man unschwer ein Stadium erkennen, in dem das Plasma gelbgrün erscheint infolge der violetten Färbung der Membran, die Mikrosomen aber deutlich blauviolett sind. Eine Färbung des Zellkernes konnte nicht festgestellt werden.

Demnach ist es wohl nicht mehr zweifelhaft, daß hier eine Färbung des lebenden Plasmas vorliegt, die Ruhland (1912, S. 381) ja bereits für Chrysoidin kurz angegeben hat, A. Meyer (1920, S. 477, 478) hingegen energisch bestreitet.

Nun wurde versucht, die höchste Konzentration zu ermitteln, welche die Wurzelhaare vertragen, wobei es gleichgültig war, ob Aqua dest. oder abgestandenes Leitungswasser als Lösungsmittel benutzt wurde. 0,00033 % (1 : 300 000) verursachte keine Schädigung, dagegen wirkte 0,0005 % (1 : 200 000) in einigen Versuchen schon störend, indem sich die Rotation dauernd verlangsamte. Bei allen diesen stärkeren Lösungen ballt sich während der ersten Stunde das Plasma an der Spitze des Haares und gelegentlich auch im

Innern zu Klumpen, und die Rotation wird etwas langsamer. Die Ballen verteilen sich indessen bald, und die Bewegung gewinnt wieder ihre ursprüngliche Schnelligkeit. Somit müssen anfangs irgendwelche Störungen im Plasma auftreten, die später beseitigt werden; eine Art von Gewöhnung an den Farbstoff läßt sich vermuten. Auch eine Lösung von 0,00067 % (1 : 150000) wurde in einzelnen Versuchen noch ertragen, doch wurde die Rotation bald sehr langsam und blieb es bis zum Ablauf der Versuchszeit. 0,001 % (1 : 100000) wirkte dagegen immer in kurzer Zeit schädlich, die Rotation ließ sehr rasch nach und stand im allgemeinen nach 2 Stunden still. Die Färbung trat in dieser Lösung fast momentan ein. Optisch wahrnehmbare Desorganisation des Plasmas infolge von Tod trat auch hier noch nicht in Erscheinung. Bemerkenswert ist noch, daß die Speicherung in jeder Konzentration nur bis zu einem bestimmten Grade geht und nicht bis zu einem für alle Konzentrationen gleichen Maximum getrieben wird.

Nach diesen Versuchen ist 0,00033 % die Dosis, die in den Wurzelhaaren des Objektes eine Färbung des sicher noch gesunden Plasmas bewirkt. Sollten sich nach 6 Stunden noch Schädigungen einstellen, so ist nicht mehr zu entscheiden, ob diese vom Farbstoff oder von den veränderten Lebensbedingungen verursacht werden.

Diese Beobachtungen wurden mit großer Skepsis ausgeführt; denn ich war nach Ergebnissen mit anderen Farbstoffen zunächst mit A. Meyer der Ansicht, daß das Plasma selbst sich nicht färbe, doch wurde ich hier eines besseren belehrt. Ich vermag freilich nicht zu sagen, in welcher Weise Chrysoidin im Plasma gespeichert wird. Es könnte dies in so kleinen Mikrosomen geschehen, daß sie sich der mikroskopischen Beobachtung entziehen, doch kann ich das nicht für wahrscheinlich halten, zumal solche Mikrosomen sich schon der Größe der Plasmamolekeln nähern würden. Ob weiter die Farbstoffmolekeln in die Lipoid- oder Eiweißmolekeln aufgenommen oder ob sie zwischen diese gelagert werden, läßt sich mit den heutigen optischen Hilfsmitteln kaum sicher entscheiden, insbesondere an der lebenden Zelle. Die bestehenden Theorien über Plasmastruktur und Stoffaufnahme helfen hier auch nicht weiter, jeder Autor würde die seinige bestätigt glauben. Jedenfalls erscheint das Plasma ganz homogen gefärbt.

Bismarckbraun. 0,0001% (1 : 100000) in Aqua dest., gelbe Lösung.

Während der ersten Stunde geht folgendes vor sich. Die Membran färbt sich schwach gelblich, auch der Zellsaft speichert etwas Farbstoff. Es treten darin Körnchen auf, die zunächst orangefarben sind, um mit der Zeit gelbbraun und endlich braun zu werden. Sie ballen sich zu Klumpen, die vom Plasma mitgeschleppt werden. Einzelne Körnchen oder kleine Ballen können vom Plasma umflossen und später wieder ausgestoßen werden, wodurch der Anschein erweckt werden kann, als stammten sie überhaupt aus jenem. Dies ist jedoch nicht der Fall, sondern die Körnchen sind Verwandlungsprodukte der beschriebenen Kristallaggregate. Man kann deren Zerfallen in kleine amorphe Körperchen beobachten, die lebhafte Brownsche Molekularbewegung zeigen, die den Kristallen nicht eigen ist. Die Körperchen färben sich allmählich und ballen sich zusammen wie oben beschrieben. Sobald eine gewisse Größe überschritten ist, hört die Molekularbewegung auf. Mit der Vermehrung der Körnchen und der aus ihnen bestehenden Ballen nehmen die Kristallaggregate ab, so daß solche endlich kaum noch zu finden sind, auch ein Beweis, daß die Körnchen nicht aus dem Plasma ausgestoßen werden. Mit Ablauf der ersten Stunde bekommt das Plasma in manchen Haaren, besonders in älteren, einen gelblichen Schimmer. Die Rotation ist noch sehr lebhaft, obwohl in einer ganzen Anzahl von Haaren die Kristalle bereits in braune Massen verwandelt und Zellsaft und Plasma gelegentlich deutlich gelb sind; nur in einigen alten Haaren ist sie langsam geworden. Im Anfang der zweiten Stunde tritt in stark gefärbten Haaren ein Umschwung ein. Die Rotation nimmt sehr schnell ab, steht still, und die Haare sterben ab. Die Ballen und der Zellsaft sind tief braun geworden. Es zeigen sich jetzt bedeutende Unterschiede zwischen den Haaren. Manche Haare sind durch und durch braun gefärbt, die meisten davon schon tot; in anderen dagegen, besonders in jungen, haben sich die Kristalle zwar schon in braune Klumpen verwandelt, das Plasma dagegen ist bei lebhafter Rotation noch ungefärbt oder hat höchstens einen feinen gelblichen Schimmer. Man kann beobachten, daß Stillstand der Rotation und Tod bald nach deutlicher Färbung des Plasmas eintreten. Der Farbstoff ist also tödlich, sobald er im Plasma gespeichert wird, und übt seine Wirkung wie beschrieben in älteren, weniger widerstandsfähigen Zellen naturgemäß zuerst aus. Nach

dem Tode erfolgt schnelle Desorganisation des Plasmas unter gleichmäßiger Braunfärbung. Der Tod kann in den Zellen partiell eintreten; namentlich in langen Haaren ist nicht selten ein Teil des Plasmas schon deutlich desorganisiert, während der andere noch langsam rotiert. Nach 2 Stunden ist wohl die Hälfte der Wurzelhaare schon tot. In einigen Haaren stockt die Rotation ohne vorhergehende Färbung des Plasmas, nachdem alle Kristalle zu braunen Klumpen geworden sind. In diesen tritt dann rasch hintereinander Gelbfärbung des Plasmas und Tod ein. Übrigens färbt sich nach dem Tode die Membran kräftiger und zwar dunkelorange, ein Farbenton, der überhaupt für abgestorbene Haare charakteristisch ist. Den Grund für diese beachtenswerte Erscheinung zu ermitteln, liegt nicht im Rahmen dieser Arbeit. Nach 3 Stunden findet sich in nur wenigen Haaren noch Rotation, nach 4 Stunden sind so gut wie alle tot.

Bismarckbraun wirkt demnach über kurz oder lang tödlich, eine Färbung des Plasmas tritt nur in krankem Zustande ein und zeigt den bevorstehenden Tod an. Da die Speicherung sehr stark ist, wird kaum eine erträgliche Konzentration zu finden sein. Lösungen in abgestandenem Leitungswasser wirken genau so, können aber etwas stärker gewählt werden.

Methylviolett. 0,00001 % (1 : 10000000) in Aqua dest., ganz schwach violette Lösung. Bei Verwendung von abgestandenem Leitungswasser konnte ein wenig stärkere Lösung verwendet werden. Die Wirkung war die gleiche.

Binnen 15 Minuten färbt sich zuerst die Membran, dann auch der Zellsaft, und zwar in jungen Haaren stärker als in älteren. Man hat infolgedessen bei mittleren Vergrößerungen den Eindruck, als sei das Plasma gefärbt; stärkere zeigen hingegen, daß nur die Mikrosomen Methylviolett speichern. Ihr Farbenton ist infolge der Kleinheit nicht genau festzustellen, ich möchte ihn für mehr bläulich als violett ansprechen. Nach etwa 20 Minuten treten im Zellsaft der älteren, später auch der jüngeren Haare lockere, wolkige, blauviolette Ballen auf, die vom rotierenden Plasma mitgeschleppt werden. Sie wachsen mit der Zeit an. Der Zellsaft wird während ihres Entstehens immer heller, offenbar durch Bindung des Farbstoffes. Es handelt sich um einen Niederschlag, bestehend aus sehr feinen, amorphen, schwammigen, blauvioletten Gebilden, die aneinander festkleben und Haufen bilden. Sie können am Plasma

haften, werden indessen keinesfalls von diesem ausgestoßen. Die Kristalle sind bei ihrer Bildung schwerlich beteiligt, denn eine Umwandlung konnte nicht festgestellt werden, auch war eine Abnahme ihrer Zahl selbst bei dickem Niederschlag nicht zu bemerken. Nach einer Stunde zeigen nur ganz junge Haare noch keinen Niederschlag, obwohl ihr Zellsaft stark violett ist. Die Färbung der Mikrosomen ist jetzt sehr deutlich. Die Rotation hat sich allgemein stark verlangsamt, und steht in vielen Haaren still, worauf der Tod eintritt unter Desorganisation des Plasmas, das sich nunmehr deutlich blau färbt. Die Haare können partiell absterben wie bei Bismarckbraun. Nach dem Tode tritt schnelle Verwandlung der Kristallaggregate in bläuliche Körnchen ein, die Molekularbewegung besitzen und zu Ballen verkleben können. Nach 2 Stunden ist schon eine erhebliche Zahl der Haare tot, in den noch lebenden steht die Rotation still oder ist äußerst langsam. Die jungen Haare sind am widerstandsfähigsten. Nach 3 Stunden ist alles tot.

Methylviolett wirkt im höchsten Grade giftig und wird selbst aus einer so schwachen Lösung derartig stark gespeichert, daß in kurzer Zeit intensive Färbungen entstehen. Wenn für genügende Umspülung mit der Lösung gesorgt ist, reißt die Zelle offenbar auch die geringsten Spuren des Farbstoffes an sich, die dann rasch den Tod herbeiführen.

Gentianaviolett (Kristallviolett). 0,00001 % (1 : 10000000) in Aqua dest., schwach violette Lösung mit etwas bläulichem Ton.

Die Membran färbt sich schwach violett. Nach $^1/_2$ Stunde bekommt das Plasma älterer Haare einen violetten Schimmer, die Rotation wird stark verlangsamt und ist in älteren Haaren nur schwer festzustellen. Die Mikrosomen färben sich, dem Anschein nach bläulich. Auch der Zellsaft speichert etwas Farbstoff. Im Zellsaft älterer Haare tritt ein wolkiger, violetter Niederschlag auf, der sich geradeso verhält wie bei Methylviolett. Eine ganze Anzahl ganz junger Haare platzt an der Spitze und spritzt ihren Inhalt portionsweise aus. Anfangs geht die Rotation trotzdem weiter, ist indessen durch wiederholtes Ausstoßen zuviel Plasma verloren, so stirbt das Haar ab, und das tote Plasma färbt sich .blau. Nach $^3/_4$ Stunden ist in einigen der älteren Haare das Plasma deutlich hellviolett, der Zellsaft dicht mit Niederschlag erfüllt, die Rotation steht still. Jetzt folgt schnell der Tod und Desorganisation des Plasmas, das sich dabei von hellviolett in blau umfärbt. Die Zelle

kann in einem Teil tot sein, während in dem anderen noch Rotation sichtbar ist. Auch in jüngeren Haaren tritt schon häufig der Niederschlag auf und Färbung des Plasmas. Nach 1 Stunde sind diese Erscheinungen überall zu beobachten, die Rotation ist allgemein sehr langsam oder hat aufgehört. Nach $1^1/_2$ Stunden sind die ganz jungen Haare so gut wie alle geplatzt und tot. Von den übrigen Haaren sind viele tot, ihr Plasma intensiv blau. Der Niederschlag in ihnen färbt sich mit der Zeit stärker. Nach 2 Stunden ist überall ein sehr starker Niederschlag vorhanden, die Haare sind so gut wie alle abgestorben. Es besteht ein starker Gegensatz zwischen dem rein blauen toten Plasma und dem blauvioletten Niederschlag.

Gentianaviolett gleicht hinsichtlich seiner Giftigkeit, der starken Speicherung sowie in manchen seiner Wirkungen dem Methylviolett. Abweichend ist die Färbung des Plasmas, die eine erhebliche Schädigung anzeigt wie bei Bismarckbraun. Beachtung verdient die Änderung der Farbe des Plasmas beim Eintreten des Todes von violett in blau, worüber an späterer Stelle noch zu sprechen sein wird. Ganz eigenartig ist das Ausspritzen des Zellinhaltes, das gerade die jüngsten Haare betrifft. Es kann sich doch nur um eine so erhebliche Steigerung des Turgors handeln, daß die Membran gesprengt wird, die an der wachsenden Spitze offenbar am schwächsten ist. Doch steht der Farbstoff mit dieser Wirkung nicht allein da, wie die folgenden Beobachtungen zeigen werden.

Methylenblau. 0,0001 % (1 : 1000000) in Aqua dest.

Membran und Zellsaft färben sich zart blau, bei jungen Haaren etwas stärker. Nach $1^3/_4$ Stunden treten in den jungen Haaren dunkelblaue, rundliche Körperchen auf, die von der Rotation mitgerissen werden, aneinander haften und zu kleinen Kugeln verschmelzen können. Sie bleiben auch am rotierenden Plasma kleben, von dem sie gelegentlich umflossen werden. Sie entstehen scheinbar aus den Kristallsternchen, die sich in amorphe Körperchen mit lebhafter Molekularbewegung verwandeln und langsam färben, wobei sie Kugelgestalt annehmen. Nach 4 Stunden ist die Rotation in alten Haaren langsamer geworden, in ihnen befinden sich keine blauen Kugeln. Diese sind überhaupt fast ausschließlich auf junge Haare beschränkt. Nach 5 Stunden sind viele alte Haare tot, ihr Plasma von der Membran abgelöst. In manchen Haaren wandeln sich die Kristalle in Körnchen um, die indessen ungefärbt bleiben.

Nach 6 Stunden rotiert das Plasma nur noch in ganz jungen Haaren langsam. Alle anderen sind bewegungslos oder tot. Die jungen Haare enthalten viele blaue Kügelchen, die gelegentlich zu mehreren großen Kugeln verschmolzen sind. Ältere Haare sind ganz frei davon.

Bei Lösung des Farbstoffes in abgestandenem Leitungswasser kann man eine nicht unerheblich stärkere Konzentration wählen, und die Wirkung ist etwas anders.

Methylenblau. 0,0005 % (1 : 200000) in abgestandenem Leitungswasser.

Der Zellsaft färbt sich langsam, erst nach 1/2 Stunde gut erkennbar. Nach 1 Stunde erscheinen darin die blauen Kügelchen und zwar in sämtlichen Haaren, jungen wie alten. Sie zeigen die gleichen Eigenschaften wie geschildert. Bei dieser Versuchsanstellung, bei der die Kügelchen reichlicher auftreten, ist festzustellen, daß sie keinesfalls aus dem Plasma stammen, sondern daß sie Verwandlungsprodukte der Kristallaggregate sind, deren Zahl mit Zunahme der Kugeln abnimmt. Nach 4 Stunden hat sich die Rotation allgemein verlangsamt, in manchen Haaren steht sie still, einzelne sind schon tot. Nach 6 Stunden ist die Rotation, wo überhaupt noch vorhanden, äußerst langsam, zumeist hat sie aufgehört.

Sucht man dagegen eine gleichstarke Lösung (0,0005 %) in Aqua dest. zu geben, so ist die Wirkung ungleich heftiger. Binnen 5 Minuten sind die Haare tief blau. Nach 1/2 Stunde zeigen sie keine Rotation mehr, sie platzen an der Spitze und spritzen ihren Inhalt aus. Zu einer Bildung der blauen Kugeln kommt es überhaupt nicht.

Bei Anwendung von abgestandenem Leitungswasser konnte sogar 0,001 % (1 : 100000) gegeben werden. Die Wurzelhaare sind zwar nach 5 Stunden tot, aber jene Kugeln treten sehr reichlich schon nach 3/4 Stunden auf.

Im Leitungswasser muß wohl die Giftigkeit des Methylenblaus erheblich abgestumpft werden, vielleicht durch Bindung mit den Karbonaten, so daß auch andere Wirkungen, die einige Zeit erfordern, noch eintreten können, ehe sie durch Schädigung und Tod der Zelle unmöglich gemacht werden.

Übrigens werden die blauen Kugeln durch Jodjodkalium fixiert wie die Kristalle, wobei die Farbe durch Bildung des Jodhydrates des Methylenblaus in schwarz übergeht.

Neutralrot. 0,00005% (1 : 2000000) in Aqua dest.

Der Zellsaft färbt sich schnell rosa, auch die Membran, doch mit einem mehr orangefarbenen Ton, wobei die Haarspitzen mit der Zeit dunkler werden. Nach etwa $^3/_4$ Stunden verwandeln sich in Haaren mit stark gefärbtem Zellsaft die Kristallsternchen in amorphe Körperchen mit Molekularbewegung, die sich abkugeln und karminrot färben. Nach 1 Stunde sind schon einzelne Haare dicht gefüllt mit roten Kügelchen, während die Kristalle selten geworden sind. Die Rotation ist überall lebhaft. Die Haare speichern den Farbstoff verschieden stark, auch wenn sie gleichmäßig von der Lösung bespült werden. In ganz jungen Haaren erscheint vor Beginn und während des Auftretens der Kugeln der rosa Zellsaft flockig mit dunkleren Wolken. Nach 2 Stunden sind alle Haare mehr oder weniger mit dunkelkarminroten Kügelchen erfüllt. Diese können durch Umfließen in das Plasma aufgenommen werden. Sie wachsen mit der Zeit durch Verschmelzen; denn sie haften häufig aneinander, und können im Saftraum durch die Rotation zu großen Haufen zusammengeschwemmt werden, die sich gelegentlich festklemmen. Ein Nachlassen der Rotation ist noch nicht zu bemerken. Vereinzelte junge Haare haben ihren Inhalt ausgespritzt, ihr totes Plasma färbt sich karmin. Eine Färbung des lebenden Plasmas tritt nicht ein, kann aber durch die von Membran und Zellsaft vorgetäuscht werden. Nach 3 Stunden rotiert das Plasma immer noch lebhaft. Im Zellsaft befinden sich allgemein sehr zahlreiche Kügelchen, aber nur noch wenige Kristalle. Nach 4 Stunden haben sich die Kugeln vielfach zu dichten dunkelkarminroten Haufen geballt. Die Rotation ist nur in ganz jungen Haaren etwas langsamer geworden. Nach 5 Stunden sind die Kugeln meist zu dicken Klumpen verklebt, die sich im Haar festklemmen und dann das Plasma anstauen können. Im Zellsaft solcher Haare schwimmen noch einige Kügelchen und ganz vereinzelte Kristallsternchen. Nach 6 Stunden ist die Ballung noch weiter fortgeschritten. Die Rotation hat allgemein etwas nachgelassen, in ganz vereinzelten Fällen ist Stillstand eingetreten.

Lösungen von Neutralrot in abgestandenem Leitungswasser sind orangefarben infolge der basischen Reaktion des Lösungsmittels, es entstehen gelegentlich auch Niederschläge. Die Wirkung auf die Zelle ist die gleiche wie beschrieben.

Neutralrot ist, wie man sieht, verhältnismäßig wenig giftig, so daß man wohl schon von Färbung des Zellinhaltes im Leben sprechen

kann. Natürlich würde sich auch noch eine schwächere Konzentration anwenden lassen, aber sicherlich auf Kosten der Erscheinungen im Zellsaft. Die hier gebotene dürfte sich nahe an der Grenze der für das Objekt stark schädlichen Dosis bewegen.

Safranin. 0,00005 % (1 : 2000000) in Aqua dest.

Die Membran färbt sich ganz schwach orange. Nach $2^1/_2$ Stunden ist die anfangs lebhafte Rotation in alten Haaren stark verlangsamt, in jüngeren dagegen noch ungestört. Im Zellsaft alter Haare zeigen sich hellkarminfarbene Wolken, die infolge der Rotation zu kugligen Ballen zusammengeschwemmt werden. Vereinzelte junge Haare haben ihren Inhalt ausgespritzt, ihr totes Plasma färbt sich karmin. Nach 3 Stunden sind die Haare mit Niederschlag häufiger geworden, die Rotation in diesen hat meist aufgehört. Nach 4 Stunden zeigen auch die jüngeren Haare Niederschlag. Es bildet sich in jedem Haar nur eine geringe Menge, die sich zu einem oder mehreren runden Klumpen ballt durch die Rotation. Diese ist in ganz jungen Haaren noch lebhaft. Nach 5 Stunden ist der Niederschlag allgemein geworden und die Rotation überall stark verlangsamt oder eingestellt. Nach 6 Stunden sind einige ältere Haare mit reichlichem Niederschlag abgestorben, ihr Plasma hat sich karmin gefärbt und kontrahiert. Die Rotation hat auch in jüngen Haaren stark nachgelassen und ist vielfach kaum noch festzustellen. In den Epidermiszellen der Wurzel hat sich ebenfalls ein Niederschlag gebildet, er ist aber mehr zinnoberrot.

Lösungen in abgestandenem Leitungswasser können etwas stärker gewählt werden, sie haben die gleiche Wirkung.

Nunmehr mag über die Untersuchungen an der Epidermis von *Tradescantia virginica* kurz berichtet werden. In der Mitte der Zellen ist der Kern an Plasmasträngen aufgehängt, die Zirkulation zeigen. Die Bewegung ist infolge der großen Feinheit des ganzen Baues der Zelle etwas schwierig zu beobachten, indessen doch deutlich. Im Zellsaft befinden sich kugelige Gebilde, die gewöhnlich in großer Zahl an der Plasmahülle des Kernes haften, doch können sie auch mit der Zirkulation durch die ganze Zelle geschleppt werden. Nur in lebenden, normalen Zellen wurden sie gesehen.

Chrysoidin. 0,0004 % (1 : 250000).

Das Plasma färbt sich, auch die Membranen, doch diese mit einem anderen Ton, so daß der Plasmabelag beiderseitig gut zu

unterscheiden ist. Sehr stark speichern die Schließzellen der Spaltöffnungen den Farbstoff. Nach 6 Stunden ist alles noch ganz normal. Durch Plasmolyse kann der Nachweis erbracht werden, daß besonders in den Schließzellen wirklich der Protoplast gefärbt ist, nicht etwa nur Membranteile.

Methylenblau. 0,001 % (1 : 100000), [0,002 % war wirkungslos].

Der Zellsaft färbt sich blau, desgleichen die Membran. Nach 6 Stunden konnte weder eine Schädigung noch sonst irgend eine andere Wirkung festgestellt werden. Die Nebenzellen der Schließzellen bleiben ungefärbt, sei es, daß sie überhaupt keinen Farbstoff aufnehmen, oder daß dieser in eine Leukoverbindung verwandelt wird.

Weil sich in diesen beiden Fällen herausstellte, daß die Farbstoffe infolge der Kutikula, die noch dazu einen Wachsbelag trägt, sehr schlecht Zutritt zum Protoplasten finden, daß die Zellen sich sehr ungleichmäßig färben, und da noch technische Schwierigkeiten, wie z. B. starke Neigung zum Einrollen der Epidermisstücke, hinzukamen, wurde das Objekt aufgegeben. Solche aus dem Verband gelöste Gewebeteile, denen noch dazu der Aufenthalt im Wasser fremdartig ist, befinden sich ja auch bei den Versuchen sicherlich nicht in normalem Zustand, worauf an früherer Stelle bereits eingehend hingewiesen worden ist. Diese beiden Versuche sollen bei den folgenden Ausführungen auch unberücksichtigt bleiben.

Abschnitt II.

Saure Farbstoffe.

Säurefuchsin. Den Lösungen in Aqua dest. und in abgestandenem Leitungswasser gegenüber verhalten sich die Zellen ganz verschieden.

0,01 % (1 : 10000) in Aqua dest. hatte binnen 6 Stunden die einzige Wirkung, daß einzelne Haare an der Spitze platzen und ihren Inhalt portionsweise ausspritzen.

Bei 0,02 % explodieren nach wenigen Minuten fast alle Wurzelhaare.

Um festzustellen, ob an dieser so heftigen und eigenartigen Wirkung etwa das destillierte Wasser schuld sei, wurde auf dieselbe Wurzelspitze zunächst dieses allein gegeben, wodurch die Wurzelhaare in keiner Weise geschädigt wurden. Darauf wurde

die Farbstofflösung (0,02%) verabfolgt, und alsbald setzte das Platzen der Haare ein, die nach 10 Minuten sämtlich explodiert waren. Demnach kann nur der Farbstoff verantwortlich gemacht werden, zumal das verwendete destillierte Wasser aus der gleichen Flasche stammte und die Versuche am gleichen Vormittag angestellt wurden.

0,02% in abgestandenem Leitungswasser. Die Lösung ist viel heller als eine von gleicher Konzentration in Aqua dest. und besitzt einen orangefarbenen Ton. Besonders auffällig ist das bei dünnen Schichten auf dem Objektträger unter dem Mikroskop. Daß der Grund für die Änderung der Farbe in der basischen Reaktion des Leitungswassers zu suchen ist, wurde schon eingangs erwähnt.

Nach 1/4 Stunde treten bei allen Wurzelhaaren im Zellsaft, der selbst keine Speicherung zeigt, hellorangefarbene, große, wolkige Ballen auf, die durch die Rotation abgerundet werden. Die Membran färbt sich rosa. Man sieht auch eine Menge orangefarbener Körnchen im Zellsaft. Es ist gut zu beobachten, wie die Kristallaggregate ihre Form verlieren und sich unter lebhafter molekularer Bewegung in amorphe Körperchen verwandeln, die sich färben; sie bleiben bei Berührung aneinander hängen und bilden jene Ballen, die mit der Zeit immer kompakter und kräftiger in Farbe werden. Nach einer Stunde sind schon eine ganze Menge Haare fast frei von Kristallen und enthalten dafür dichte orangefarbene Ballen und viele Körnchen. Nach 2 Stunden ist dieser Vorgang noch weiter fortgeschritten und Kristalle kaum noch zu finden. In alten Haaren hat die Rotation aufgehört. Nach 3 Stunden ist die Rotation in jüngeren Haaren immer noch lebhaft im Gange. Die Ballen, die immer fester und kleiner geworden sind, sind fast überall durch die Rotation in den basalen erweiterten Teil der Haare geschleppt worden. Im Zellsaft finden sich noch wenige orangene Körnchen, aber so gut wie keine Kristalle mehr. Nach 4 Stunden ist die Rotation allgemein etwas verlangsamt. Nach 5 Stunden sind die alten Haare tot, ihr Plasma desorganisiert und rot gefärbt. Der Zellsaft der unversehrten Haare sieht jetzt fast leer aus, da die Körnchen sich zum größten Teil mit den Ballen in der Haarbasis vereinigt haben. Nach 6 Stunden ist das Plasma der jüngeren Haare immer noch in langsamer Bewegung.

Die Giftigkeit von Säurefuchsin nimmt beim Stehen der Farblösungen ab. Es wurde einmal eine 2 Tage alte Lösung in Leitungs-

wasser von 0,1 % (1 : 1000) gegeben, die an Farbe stark verloren hatte. Dieser gegenüber verhalten sich die Wurzelhaare hinsichtlich der Verwandlung der Kristalle im Zellsaft wie beschrieben, ein Nachlassen der Rotation war dagegen nicht zu bemerken. Entweder ist die im basischen Wasser entstandene Leukoverbindung nicht giftig oder sie wird überhaupt nicht aufgenommen, sondern nur die übrig gebliebenen ungebundenen Farbstoffteilchen, die dann eine sehr dünne Lösung ausmachen würden.

Von sauren Farbstoffen wurden ferner noch geboten: Methylorange, Tropaeolin 00 und 000, Bordeauxrot, Orange, Anilinblau, Kongorot, doch konnte für keinen eine Wirkung oder überhaupt Aufnahme festgestellt werden außer Membranfärbungen.

Man könnte einwenden, eine Beobachtungszeit von 6 Stunden genüge für die sauren Farbstoffe nicht, sie brauchten lange Zeit zum Eindringen in die Zellen, wie Versuche an anderen Objekten ergeben haben (Pfeffer 1886, Ruhland 1908 u. 1912). In manchen Fällen wird allerdings auch sehr schnelle Aufnahme angegeben (Ruhland 1912). Indessen bin ich der Ansicht, daß diese Farbstoffe in die voll lebensfähigen Wurzelhaare von *Hydrocharis Morsus ranae* und gewiß auch in die Zellen anderer Pflanzen, bei denen lange Zeit zur Aufnahme erforderlich ist, keinen Eingang finden, sondern erst wenn die Zellen sich infolge von veränderten Lebensbedingungen nicht mehr im normalen Zustand befinden. Schnelle Aufnahme mancher Farbstoffe scheint überhaupt für starke Abnormität einer Zelle zu sprechen nach den Untersuchungen von Collander (1921, S. 371). Eine Entfärbung der Farbstoffe in den Zellen, deren Möglichkeit derselbe Autor (1921) nachgewiesen hat, kommt für das vorliegende Objekt nicht in Frage, denn gerade das leicht reduzierbare Säurefuchsin wird ganz beträchtlich sichtbar gespeichert und Methylenblau ebenfalls nicht reduziert; ferner ist auch Zucker in den Wurzelhaaren nicht nachzuweisen.

Abschnitt III.

Zusammenfassung.

Die Beobachtungen über das Verhalten der Wurzelhaare von *Hydrocharis Morsus ranae* gegenüber den angewandten Farbstoffen haben, um eine kurze Übersicht zu bieten, folgendes ergeben.

Eine Speicherung im lebenden, ungeschädigten Plasma besteht nur bei Chrysoidin. Die Einwendungen von A. Meyer (1920, S. 477, 478) gegen die gleiche Angabe von Ruhland (1912, S. 381 u. 425) sind nicht gerechtfertigt, stützen sich auch nicht auf eigene Beobachtungen. Auch Prune pure soll nach Ruhland (a. a. O.) Plasmafärbung im Leben bewirken, doch stand mir dieser Farbstoff für eine Nachprüfung leider nicht zur Verfügung.

Färbung des Plasmas mit Bismarckbraun und Gentianaviolett tritt nur ein, wenn die Zelle geschädigt ist, und ist sicherer Vorbote des Todes. A. Meyer (1920, S. 478) behauptet freilich, daß auch das kranke Plasma keine Farbstoffe speichere, doch ist bei Gentianaviolett dessen violette Färbung neben den mehr bläulichen Mikrosomen durchaus deutlich.

Ob in diesen Fällen die Lipoide, die hydroiden Bestandteile des Plasmas oder das Wasser als Dispersionsmittel den Farbstoff festhalten, ist nicht feststellbar.

Eine Färbung des Kernes intra vitam wurde in keinem Falle gefunden. Sie kann gelegentlich vorgetäuscht werden, wenn die den Kern einschließende Plasmaschicht gefärbt wird, wie das bei den Epidermiszellen von *Tradescantia virginica* leicht erkenntlich ist. Darum brauchen jedoch die Angaben anderer Autoren darüber für andere Objekte nicht unrichtig zu sein, nur scheint mir Vorsicht geboten.

Methylviolett und Gentianaviolett werden in den Mikrosomen gespeichert, doch ist damit eine tiefgreifende Schädigung verbunden in Anbetracht der außerordentlichen Giftigkeit der Farbstoffe.

In allen Fällen, wo Reaktionen im Zellsaft erfolgen, muß natürlich der Farbstoff in diesen Eingang finden, mag er nun an diesem selbst sichtbar werden durch Speicherung oder unsichtbar bleiben, falls seine Konzentration im Zellsaft die gleiche ist wie in der Lösung oder falls er sofort irgendwie gebunden wird.

Einen Niederschlag im Zellsaft rufen Methylviolett, Gentianaviolett und Safranin hervor, seine Natur ist zweifelhaft.

Mit den Kristallaggregaten von Eiweißcharakter im Zellsaft treten unter Umwandlung dieser in Körnchen oder Kügelchen in Bindung Bismarckbraun, Methylenblau, Neutralrot und Säurefuchsin, nach dem Tode auch Methylviolett. Ob nun der Farbstoff unmittelbar mit den Kristallen

reagiert, oder ob diese infolge allgemeiner Schädigung der Zelle zuvor die Kristallform verlieren und ihre Umwandlungsprodukte sich dann färben, vermag ich nicht sicher zu entscheiden. Ich möchte freilich das letztere annehmen, denn ich habe gesehen, wie bei Behandlung der Wurzelhaare mit frischem Leitungs- und mit gekauftem dest. Wasser sich die Kristalle gleichfalls in amorphe Körperchen verwandeln, während oder worauf bald eine Schädigung der Zelle in Verlangsamung der Rotation offenbar wurde. Ferner ist zu beachten, daß bei Anwendung von Farbstoffen aus den Kristallen erst jene farblosen Körperchen werden und nachher deren Färbung eintritt, indem sie meist Kugelgestalt annehmen.

Gerbsäure ist bei dieser Bindung der Farbstoffe und bei den Niederschlägen nicht im Spiele; denn sie ist in den Wurzelhaaren nicht nachzuweisen. Auch Pfeffer (1886, S. 190, 214, 231, 236) hat mehrfach Fällungen bei Abwesenheit von Gerbsäure beobachtet.

Man wird bei den speziellen Beobachtungen bemerkt haben, daß die meisten der Farbstoffe deutlich unterschiedene Tönungen bei der Speicherung in den einzelnen Bestandteilen der Zelle, in Niederschlägen und dergleichen annehmen. Daraus lassen sich Schlüsse auf deren basische oder saure Reaktion ziehen.

Zunächst soll gezeigt werden, wie sich dünne Farbstofflösungen gegenüber Basen und Säuren verhalten. Methylenblau scheidet dabei aus, da es von diesen nicht verändert wird. Als Basen wurden angewandt: Ammoniak, Natronlauge und Kalilauge; als Säuren: Salzsäure, Schwefelsäure, Oxalsäure, Tannin und Äpfelsäure.

Chrysoidin — mit allen Basen: gelber Niederschlag; mit allen Säuren: rotbraun.

Bismarckbraun — mit allen Basen: gelb; mit allen Säuren: gelbbraun.

Methylviolett — NH_3: langsame Entfärbung; NaOH: rötlich; KOH: rotviolett; HCl, H_2SO_4 und $C_2H_2O_4$ schwach: blau; stark: grün; $C_{14}H_{10}O_9$ und $C_4H_6O_5$: blau.

Gentianaviolett — NH_3: langsame Entfärbung; NaOH: rötlich; KOH: violett mit rotem Ton; HCl, H_2SO_4 und $C_2H_2O_4$ schwach: blau; stark: grün; $C_{14}H_{10}O_9$ und $C_4H_6O_5$: blau mit violettem Ton.

Neutralrot — NH_3 und NaOH: orange mit Niederschlag; KOH: orange; mit sämtlichen Säuren: karmin.

Safranin — mit allen Basen: rot; HCl und H_2SO_4: tiefrot mit karmin Ton; $C_2H_2O_4$, $C_{14}H_{10}O_9$ und $C_4H_6O_5$: hellkarmin.

Säurefuchsin — alle Basen schwach: orange; stark: Entfärbung; mit allen Säuren: kräftig rot.

Daraus ergibt sich für die Reaktion der Zellbestandteile folgendes.

Das lebende bezw. noch lebende Plasma färbt sich mit Chrysoidin gelb, ebenso mit Bismarckbraun und mit Gentianaviolett violett, ist also basisch. Die Tönungen von Chrysoidin und Bismarckbraun sind allerdings nur bei einiger Übung richtig einzuschätzen, da ja die beiden Farbstoffe an sich schon in dünner Lösung gelblich sind; dagegen ist bei Gentianaviolett gegenüber dessen etwas ins Bläuliche gehender Lösung das reine Violett des Plasmas durchaus eindeutig.

Das tote Plasma färbt sich mit Bismarckbraun bräunlich, mit Methylviolett und Gentianaviolett blau, mit Neutralrot und Safranin karmin und mit Säurefuchsin intensiv rot. Dies läßt unzweifelhaft auf saure Reaktion schließen. Besondere Beachtung verdient Gentianaviolett, das ja das noch lebende Plasma violett färbt; denn man kann den Übergang in Blau beim Tode unmittelbar beobachten. Und diese Umfärbung tritt ein, noch ehe irgend eine Desorganisation erfolgt, sie ist also das erste Anzeichen des Todes.

Über die Mikrosomen läßt sich nicht mit voller Sicherheit etwas aussagen; denn infolge ihrer geringen Größe ist der Farbenton, den sie mit Methyl- und Gentianaviolett annehmen, nicht genau festzustellen. Da er mir indessen bläulich erschien, wäre den Mikrosomen mit Vorbehalt saure Reaktion zuzusprechen.

Der Zellsaft zeigte, wo er überhaupt Farbstoff speichert, den gleichen Ton wie die Lösung, ist also wohl neutral.

Die Niederschläge im Zellsaft sind sauer; denn sie nehmen bei Methyl- und Gentianaviolett blauviolette, bei Safranin hellkarmin Farbe an.

Die Umwandlungsprodukte der Kristalle färben sich mit Bismarckbraun bräunlich, mit Methylviolett nach dem Tode der Zelle bläulich und mit Neutralrot karmin, reagieren demnach mit allen basischen in Aqua dest. gelösten Farbstoffen sauer. Dagegen zeigen sie mit Säurefuchsin gelöst im alkalischen Leitungswasser unverkennbar orange Färbung und wären daher basisch. Dieser Gegensatz erklärt sich vielleicht so, daß aus dem Farbstoff mit den Karbonaten des Lösungsmittels eine so starke Base wird, daß die an sich saure Reaktion der Verwandlungprodukte übertönt wird.

Alle diese Ergebnisse stimmen mit unseren bisherigen Kenntnissen über die Reaktion der Zellbestandteile überein, und die benützten Farbstoffe können gewiß für derartige Untersuchungen an anderen Objekten bei geeigneter Versuchsanstellung gute Dienste leisten.

Für das so eigentümliche Platzen der Haare an den Spitzen und das folgende wiederholte Ausspritzen des Zellinhaltes bei Gentianaviolett, Methylenblau, Neutralrot, Safranin und besonders bei Säurefuchsin, in Aqua dest. gelöst, vermag ich leider keine Erklärung zu geben, die mich befriedigte. Daß die Farbstoffe diese Wirkung verursachen und nicht das destillierte Wasser, ist nach den Versuchen mit Säurefuchsin wohl sicher. Aber was mag zu einer so bedeutenden Steigerung des Innendruckes, daß die Wand gesprengt wird, führen? Sollte die Regulierung der Wassereinfuhr gestört werden? Der Turgor muß auch nach der ersten Explosion wieder wachsen, um eine zweite zu bewirken, und so fort, so lange die Zelle noch einigermaßen lebensfähig ist. Eine Herabsetzung des Druckes der Lösung kann schwerlich in Frage kommen; denn in diesem Falle würden die Haare nur einmal platzen. Ganz merkwürdig ist, daß gerade junge Haare betroffen werden, deren Protoplasten sich doch sonst am widerstandsfähigsten zeigen. Ihre im Wachstum begriffene Membran mag freilich nicht so stark sein wie die älterer Wurzelhaare, indessen kommt es auf sie allein hier ja nicht an.

Diese sämtlichen Ergebnisse in bezug auf den Chemismus der Zelle auszuwerten, fühle ich mich nicht berufen, das muß auf dem Gebiete der Biochemie wohl erfahrenen Autoren überlassen bleiben, und selbst diese sind ja, wie erwähnt, zu ganz verschiedenen Theorien gelangt. Jedenfalls bedarf es noch vieler eingehenden Untersuchungen, um auf diesem Gebiete klarer zu sehen.

Zum Schlusse sei nochmals betont, daß die vorliegenden Beobachtungen nur für die Wurzelhaare von *Hydrocharis Morsus ranae* gelten, und zwar unter den erörterten Kautelen, und daß sie nicht ohne weiteres auf „die Zelle" übertragen werden dürfen, wenn sie freilich auch für andere Objekte gewisse Anhaltspunkte bieten können.

Breslau, Pflanzenphysiologisches Institut.
November 1922.

Literatur.

Collander, R., 1921, Über die Permeabilität pflanzlicher Protoplasten für Sulfosäurefarbstoffe. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 60.

Czapek, F., 1915, Ausblicke auf biologische Adsorptionserscheinungen. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 56.

— —, 1919, Zum Nachweis von Lipoiden in Pflanzenzellen. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., Bd. 47.

Meyer, A., 1920, Analyse der Zelle der Pflanzen und Tiere. I.

Overton, E., 1900, Studien über die Aufnahme der Anilinfarben in die lebende Zelle. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 34.

Pfeffer, W., 1886, Über die Aufnahme von Anilinfarben in die lebende Zelle. Untersuchungen a. d. Bot. Inst. Tübingen, II.

Ruhland, W., 1908, Beiträge zur Kenntnis der Permeabilität der Plasmahaut. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 46.

— —, 1912, Studien über die Aufnahme von Kolloiden durch die pflanzliche Plasmahaut. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 51.

Eine umfassende Zusammenstellung der gesamten Literatur findet sich in der obigen Abhandlung von Collander. Viele dieser Arbeiten sind in dem genannten Buche von A. Meyer besprochen.

Beiträge zur Dynamik der Wasserbewegung in den Gefäßpflanzen.

Von

Hans Robert Bode.

Mit 6 Textfiguren.

Abschnitt I.

Problem und Aufgabe.

Für die physikalische Erklärung der Wasserbewegung in der Pflanze durch die Kohäsionstheorie ist die experimentelle Belegung folgender Fragen unbedingt notwendig:

1. Sind in der Pflanze bei starker Transpiration kontinuierlich verlaufende Wasserfäden vorhanden?
2. Treten in den leitenden Gefäßen der Pflanze Zugspannungen auf, die die Annahme einer Wasserzufuhr durch den Kohäsionszug des Wassers rechtfertigen?

Zu 1. Unter den neuesten experimentellen Daten auf diesem Gebiet kommt für den ersten Punkt nur die Arbeit von Holle (6) in Frage. Er findet in welkenden, abgeschnittenen Blättern die Gefäße zum größten Teil mit Wasser erfüllt. — Strasburger dagegen glaubte durch seine ausführlichen Untersuchungen (29) den Beweis erbracht zu haben, daß sich in den Gefäßen nicht Wasserfäden, sondern Jaminsche Ketten befinden. Das Herausschneiden einzelner Lamellen und das damit verbundene Verletzen der Gefäße, wie es Strasburger macht, muß aber eine weitgehende Störung der physikalischen Verhältnisse mit sich bringen. Daher halte ich Experimente mit einer derartigen Versuchsanordnung [Ewart (1), Scheit (27) und Kostecki (11)] nicht für geeignet, den Zustand in der intakten Pflanze klarzustellen. Und nur auf diesen kommt es an.

Zu 2. Die direkte Messung der Zugspannung in den Gefäßen ist infolge der Schwierigkeit, eine einwandfreie Methode zu finden, bisher nicht möglich gewesen. Diesen Manometermessungen ist daher auch kein weiterer Wert beigemessen worden. Jost charakterisiert dies folgendermaßen: „Wir glauben, daß Manometer immer nur die Druckverhältnisse in der Nähe der leitenden Elemente angeben, nie in ihnen selbst“ (8, S. 94).

Die indirekte Beantwortung durch Erscheinungen an der Pflanze, die einen einwandfreien Rückschluß auf den vorhandenen Zustand zulassen, finden wir schon in den ältesten Quecksilberversuchen von Hales (5). Die hierfür ausschlaggebenden Ergebnisse der Rennerschen Arbeiten (21—24) sind von den Gegnern der Kohäsionstheorie ihrer Methodik und Berechnung wegen angefochten worden (Nordhausen, 14—16, Ursprung, 25—26). Ich halte ihre Anfechtungen nur nach der quantitativen Seite hin für berechtigt, eine zahlenmäßig genaue Feststellung ist nach unseren bisherigen Methoden noch nicht möglich. Dagegen erfordert die theoretische Deutung des von Renner (21, S. 236) beobachteten Rückstoßes bei Potometerversuchen eine Nachprüfung durch das Experiment. Wenn eine Gesamtschrumpfung und Ausdehnung des Sprosses meßbar ist, so muß auch an dem einzelnen Gefäß dieselbe Beobachtung zu machen sein.

Die Untersuchung dieser beiden Fragen soll die Hauptaufgabe meiner Arbeit sein. Im Anschluß hieran behandele ich noch:

1. Die Abhängigkeit des Filtrationswiderstandes von der Druckdifferenz.
2. Den Einfluß der Temperatur auf den Wurzelwiderstand.

Die Methodik der einzelnen Versuchsreihen wird gemäß ihrer Verschiedenartigkeit vor jedem Abschnitt besprochen werden.

Abschnitt II.

Der Zustand des Gefäßinhaltes.

A. Die Wasserfäden in den Leitungsbahnen.

I. Im intakten Gefäß.

Die Kohäsionstheorie sieht in der saugenden Kraft der Blätter und der Kohäsion des Wassers die beiden Hauptfaktoren für die Wasserbewegung in der Pflanze. Es ergibt sich hieraus als eine

selbstverständliche Bedingung das Vorhandensein von kontinuierlichen Wasserfäden in den Gefäßen. Die bisherigen Untersuchungen auf diesem Gebiet haben auf Grund ihrer negativen Befunde diese Kontinuität ablehnen müssen. In der Literatur werden diese Resultate nun zu einer Tatsache gestempelt, mit der man bei der theoretischen Erklärung des Saftsteigeproblems zu rechnen habe. Es ist daher kein Wunder, daß die Anhänger dieses Glaubens von den Kohäsionstheoretikern erst einen Gegenbeweis dafür fordern. Da es aber durchaus nicht gleichgültig ist, auf welchem Wege man zu diesen Ergebnissen gekommen ist, so soll dieses „wie" einmal untersucht werden. Die Methodik, durch die Strasburger zu seiner Ansicht kam, läßt durch das Heraus- oder Anschneiden einzelner Lamellen eine Fülle von unkontrollierbaren Umwandlungen im Zustand des Gefäßinhaltes zu. — Die gleichlautenden Ergebnisse von Ewart (1), Scheit (27)[1]) und Kostecki (11) leiten sich von derselben oder einer ähnlichen Versuchsanordnung her.

Ich bin daher der Ansicht, daß eine Verneinung der ständigen Kontinuität der Wasserfäden auf Grund dieser Methoden nicht beweiskräftig ist.

Anspruch auf Gültigkeit kann nur die direkte Beobachtung an der intakten Pflanze haben. Wie das im einzelnen zu machen ist, soll die erste Reihe meiner Versuche zeigen, deren Methodik jetzt besprochen werden wird.

Ich suchte mir Pflanzen aus, die infolge der Durchsichtigkeit ihrer Stengel den Verlauf der Gefäßbündel deutlich zeigten. Als brauchbar erwiesen sich unter den Objekten, die mir zur Verfügung standen: *Impatiens Sultani*, *Tradescantia zebrina var. pendula*, *Elatostemma sessile* und *Cucurbita pepo*. Alle waren als Topfpflanzen im Gewächshaus gezogen worden.

Die vollkommen intakte Pflanze wurde neben ein Mikroskop gestellt. Der zur Beobachtung bestimmte Stengel wurde durch die beiden Federklemmen auf dem zentrierbaren Objekttisch befestigt. Zwei ausgehöhlte Korkstückchen vermieden eine Beschädigung. Die Optik des mit Beleuchtungsapparat versehenen Mikroskops bestand aus dem Zeißobjektiv A und dem Kompensationsokular 15. Als Lichtquelle diente eine 100 K Mikroskopierlampe

---

1) Scheit ist zwar der Ansicht, daß kontinuierliche Wasserfäden vorhanden sein müssen, findet aber, da auch er „Schnitte" mikroskopisch untersucht, Gasblasen in den meisten Gefäßen.

mit vorgeschalteter Wasserflasche — durch Stengelquerschnitte unterrichtete ich mich über den anatomischen Bau der verwendeten Pflanzen. Die beobachteten Leitbündel waren stets gut entwickelt und wiesen Ring-, Schrauben- und Netzgefäße auf. Bei *Impatiens* und *Tradescantia* machte das Kollenchym die Beobachtung unmöglich, es mußte also an der Beobachtungsstelle entfernt werden. Nun wurde das Kollenchym mit einer Lanzettnadel so weit durchschabt, daß die Gefäße gut sichtbar waren, aber stets von einer Gewebeschicht umgeben blieben. Auf die Erhaltung dieser parenchymatischen Schutzhülle muß besonderer Wert gelegt werden (das Austrocknen der Wundfläche wurde durch sofortiges Bestreichen mit Paraffinöl verhindert). Die Erhaltung dieser Schicht ist in den meisten Fällen durch eine andere Methode, etwa bei einem Herausschneiden dieses Streifens, nicht gesichert. Es ist aber eine Grundbedingung für das Gelingen dieses Versuchs, daß das Gefäß unberührt in seinem Gewebeverband liegt. Das bewiesen mir schon die ersten orientierenden Versuche, bei denen ich das Beobachtungsfenster in das Kollenchym hineinschnitt und hierdurch einige Gefäße beschädigte, so daß Luft in sie eintrat. So lernte ich gleich zu Beginn das Aussehen eines lufterfüllten und das eines wassererfüllten Gefäßes mit Sicherheit voneinander unterscheiden.

Bei *Elatostemma* sind die Stengel sehr viel undurchsichtiger; hier wurde durch denselben Eingriff der unter der Epidermis liegende Sklerenchymmantel und die oberste Lage des dickschichtigen Parenchyms entfernt.

Dagegen zeigen 2 Monate alte *Cucurbita*-Pflanzen schon bei leisem Abschaben der Haare und der Epidermis die Gefäße deutlich. Eine noch einwandfreiere Beobachtungsmöglichkeit wurde durch Abtragung der oberen Hälfte des hohlzylindrischen Stengels erreicht. Es genügte dann die Behandlung mit Paraffinöl, um die freigelegte Innenseite gut beobachten zu können.

Die Versuche, die jetzt geschildert werden, sind im März, April bis Ende Mai 1922 gemacht worden. Die Pflanzen standen an einem Südfenster des Instituts und waren so den ganzen Tag dem vollen Tageslicht ausgesetzt. Die Luftfeuchtigkeit wurde mit etwa 50 % bestimmt. Die Temperatur schwankte, bis auf einige Versuche bei höheren Temperaturen, zwischen 18° und 24° C.

Eine vorjährige *Impatiens*-Pflanze, die mehrere Tage gut begossen im Versuchszimmer gestanden hatte, zeigte an ihrer Beobachtungsstelle nur wassergefüllte Gefäße. Die Pflanze blieb nun

3 Tage lang unbegossen und welkte stark. (Über dem Beobachtungsfenster waren mehrere gut ausgebildete Blätter.) Auch die schlaff gewordene Pflanze wies wassererfüllte Elemente auf. Der Versuch wurde an anderen Stengeln der Pflanze wiederholt und ergab dasselbe Bild.

Die Versuche mit *Tradescantia* zeigten keine Abweichung von dem Befund des vorigen Objekts. Es wurden sechs verschiedene Exemplare daraufhin untersucht. Nun ist die Transpiration von *Tradescantia* auch bei starkem Sonnenlicht nur sehr gering. Es mußte daher der Versuch an einer Pflanze wiederholt werden, die sich durch großen Wasserverbrauch auszeichnet und infolgedessen ein Welken leicht ermöglicht. Die Urticacee *Elatostemma* weist diese Eigenschaft in besonderem Maße auf. Sprosse mit 6—7 voll entwickelten Blättern zeigten auch bei vollkommener Erschlaffung keine Zerreißung der Wasserfäden. Sämtliche Sprosse hingen welk über den Topfrand herab. Bei diesem Objekt tritt nun aber schon 30 Minuten nach dem Begießen ein Wiederstraffwerden ein, so daß das Aufrichten mit dem bloßen Auge gut zu verfolgen ist. Dies wäre vollkommen unverständlich, wenn nicht kontinuierliche Wasserfäden vorhanden gewesen wären.

Bei *Cucurbita* wurde in der beschriebenen Weise ein 1 cm langes Loch in die Oberseite des Sproßhohlzylinders geschnitten und die Innenseite unter Paraffinöl beobachtet. Auch hier fanden sich selbst bei starker Transpiration nur intakte Wasserfäden vor. Ein Zerreißen der Wasserfäden tritt also selbst in der welken Pflanze nicht ein.

Wenngleich diese Versuche einwandfrei beweisen, daß in einer welken Pflanze die Wasserfäden intakt bleiben, so zeigten Versuche, die in den außergewöhnlich heißen Tagen Ende Mai 1922 gemacht wurden, daß dies auch unter der Einwirkung ungünstigster Bedingungen der Fall bleibt.

Eine *Elatostemma*-Pflanze wurde mit dem Mikroskop zusammen auf ein nach Süden gehendes Fensterbrett gestellt und war so dem Luftzug und der vollen Sonne ausgesetzt. Die Temperatur stieg bis 12 Uhr mittags in der Erde auf 38,5° C. Ein daneben hängendes Thermometer zeigte 39° C an. Die Schattentemperatur betrug 34° C.

Ergebnis: Die Pflanze war vollkommen schlaff, und dennoch blieben sämtliche Wasserfäden intakt!!

Hierauf wurde der Sproß ein Internodium unterhalb der Beobachtungsstelle abgeschnitten. In ein einziges Gefäß stürzte die Luft bis zum Beobachtungsfenster nach, die anderen waren entweder verstopft (Plasma, Schleim), oder die Luft hatte schon vorher eine Querwand erreicht und war hierdurch aufgehalten worden. Dem Stengel wurde bis zur gänzlichen Schrumpfelung des Parenchyms von den Blättern noch Wasser entrissen, dann vertrockneten diese, während der Stengel in der Nähe der Knospen sich am längsten frisch hielt. — Die Wasserfäden bleiben also unter allen Umständen erhalten. Wenn die Blätter dem Stengel kein Wasser mehr entreißen können, werden sie abgeworfen, und auf diese Weise die Knospen erhalten. Denn sobald infolge von Wasserzufuhr die Spannung im Sproß aufhört, wird eine genügende Versorgung mit Wasser für sie möglich sein. — Es scheint also dieser Blattabwurf eine wichtige Schutzvorrichtung gegen das Vertrocknen zu sein. — Eine Entleerung der Gefäße wäre unökonomisch, da der großen Arbeitsleistung, die vollbracht werden müßte, um die Gefäße wieder aufzufüllen, ein nur minimaler Gewinn an Wasser für die Blätter gegenüberstände.

Eine eindeutige Beantwortung der Frage, ob diese ununterbrochenen Wasserfäden in den Leitungsbahnen wirklich gedehnt sind, also unter Spannung stehen, gab folgende Untersuchung.

Eine welk gewordene *Elatostemma*-Pflanze[1]) zeigte an einem Beobachtungsfenster wiederum nur intakte Wasserfäden in den Elementen. Nun wurde unter den auf dem Objekttisch befestigten Sproß eine flache Schale mit Quecksilber geschoben und dann die Beobachtungsstelle so weit hineingesenkt, daß sie vollkommen mit Quecksilber bedeckt war. Hierauf durchschnitt ich den Stengel mit einem scharfen Rasiermesser und entfernte danach die Schale mit Quecksilber. Jetzt wurden die Gefäße wieder beobachtet und es zeigte sich, daß das Hg in mehrere Gefäße eines jeden Leitbündels hineingerissen worden war. Während in den engeren Gefäßen das Hg immer in kontinuierlichen Fäden zu beobachten war, zeigten die weitesten (bis 50 μ Durchmesser) dagegen Quecksilber-Wasserketten. Die Hg-Fäden schlossen stets direkt an das Wasser an, eine gasförmige Phase zwischen beiden habe ich in keinem Fall beobachten können. — In Querschnitten, die 5 cm oberhalb der

1) Dieser Versuch ist sowohl an demselben Objekt, als auch an zwei *Cucurbita* Pflanzen mit gleichem Erfolg wiederholt worden.

Beobachtungsstellen gemacht wurden, war in einigen Gefäßen noch Quecksilber vorhanden. — Die Elemente, in die kein Quecksilber eingedrungen war, mußten beim Schneiden durch Schleim oder Plasma verstopft worden sein, da bei nochmaligem Verletzen unter Quecksilber in solchen Gefäßen Hg-Fäden zu beobachten waren.

Die von mir beobachteten kontinuierlichen Wasserfäden waren also gedehnt, denn nur eine starke Spannung konnte die Depression des Quecksilbers überwinden. Für die Länge des eingesogenen Hg-Fadens wird außer der nur äußerst geringen Dehnung des Wassers vor allem die auf den Wasserfaden wirkende Saugkraft maßgebend sein. — Da ich stets einen direkten Anschluß des Quecksilbers an die Wasserfäden beobachtet habe, scheint es mir wahrscheinlich, daß es sich bei den gleichartigen Versuchsergebnissen von Höhnel um denselben Vorgang handelt, und nicht, wie man bisher annahm, daß das Nachstürzen des Hg in die Gefäße auf einer starken Luftverdünnung in diesen beruht.

2. Die Wasserfäden in mechanisch verletzten Gefäßen.

Bei diesen Versuchen wurde die Paraffinölpinselung der Wundstelle erst nach der Verletzung vorgenommen. Das Verhalten der Wasserfäden in verletzten Gefäßen wurde wesentlich durch die bei den Versuchspflanzen vorhandene starke Schleimabsonderung beeinträchtigt. Der Schleim macht in den meisten Fällen, selbst bei einem durchgeschnittenen Gefäß der Luft das Eindringen unmöglich. Die Absonderung wurde daher durch starkes Benetzen der bloßgelegten Parenchymschicht mit Alkohol unterbunden. Nach dieser Behandlung schoß die Luft in die weitesten Gefäße zuerst hinein, war aber nur bis zur nächsten Querwand zu verfolgen. Dagegen war das Eindringen von Luft in Gefäße mit einem Durchmesser unter 10 μ nie zu beobachten.

Zweige von *Impatiens* wurden ein Internodium unterhalb des Beobachtungsfensters durchschnitten, der Gipfel welkte hierauf rasch. Die Luft trat aber auch unter diesen Umständen in die durch Querwände nach unten abgeschlossenen Elemente nicht ein. Das Bild wurde nicht einmal dadurch verändert, daß oberhalb der Beobachtungsstelle, nachdem der Gipfel dekapitiert war, eine Wasserstrahlpumpe (70 cm Hg) angelegt wurde[1]).

---

1) Wurde das Objekt an der Beobachtungsstelle selbst durchschnitten, so sah man die Luft in einer einzigen Blase oder in Jaminscher Kette wiederum nur bis zur nächsten Querwand vordringen.

Daß in einem nur leicht verletzten Gefäß die Luft wieder absorbiert werden kann, zeigten weitere Versuche mit *Impatiens*. Die Gefäße einer welken Pflanze wurden an einer nicht mit Paraffinöl bestrichenen Wundfläche mit einer Präpariernadel verletzt. Nach dem Lufteintritt wurde dann Paraffinöl darübergepinselt. Am nächsten Tage waren bereits dünne Wasserunterbrechungen an mehreren Stellen der Blase sichtbar. Nach 4—5 Tagen waren diese abgeschnürten Restblasen selbst in den weitesten Gefäßen verschwunden. Es ist auffällig, daß diese Wiederauffüllung des Gefäßes nicht nur von unten oder oben her erfolgt, sondern daß das Wasser anscheinend von den Längswänden her in das Gefäß hineingelangt. — Die Frage, welche Kräfte und Gewebeelemente dieses besorgen, lasse ich offen. — Mechanisch verletzte Gefäße lassen, sofern Schleimabsonderung es nicht verhindert, Luft eintreten. Die Luft vermag aber nicht über die nächste Querwand hinaus vorzudringen. Versuche von Holle (6, S. 102) ergaben an durchsichtigen Blättern dasselbe Resultat.

Den indirekten Beweis hierfür hatte man schon lange in Händen. Eine beim Abschneiden welk gewordene Pflanze zeigt durch das Wiederstraffwerden im Wasser, daß die Luft nicht sehr weit einzudringen vermag. Ein nochmaliges Abschneiden des unteren Endes unter Wasser, wodurch die etwa mit Luft gefüllten Gefäße entfernt werden, beschleunigt das Turgeszentwerden ganz außerordentlich.

B. Treten in den Gefäßen Gasblasen auf?

1. Das Gas in den Leitungsbahnen.

Ich halte es für notwendig, anschließend an die Befunde an der intakten Pflanze, einmal vom physikalischen Standpunkt aus klarzulegen, daß für die im Gefäßwasser gelöste Luft keinerlei Notwendigkeit besteht, sich aus der Flüssigkeit auszuscheiden. — Das Gas im Bodenwasser ist unter dem herrschenden Luftdruck in Lösung gegangen. Die Löslichkeit des Gases ist nun dem Druck proportional (Henrys Gesetz). Einen Druck von 760 mm Hg angenommen, sind das ungefähr 2 Vol.-$^0/_0$. Beim Passieren der lebenden Wurzelzellen wird wahrscheinlich ein Teil des Gases (nämlich der Sauerstoff) absorbiert werden. In die Gefäße gelangt aber dennoch sehr gasreiches Wasser.

Dieses Gas könnte nur unter folgenden Bedingungen aus der Flüssigkeit austreten und in Blasenform in den Gefäßen sichtbar werden:

1. Durch Übersättigung bei plötzlicher sehr starker Temperaturerhöhung.
2. Durch Verminderung oder Steigerung seines Partialdruckes.

Zu 1. Bedingung für den Austritt eines Gases aus einer übersättigten Lösung ist stets das Vorhandensein von Gaskeimen (z. B. adhärierende Gasschicht einer Glasgefäßwand). Bei der Pflanze haben wir nun aber statt einer starren undurchlässigen Wand eine poröse, vollkommen imbibierte Zellulosemembran. Eine adhärierende Gasschicht kann also gar nicht vorhanden sein. Wir haben in den Gefäßen nur eine, die flüssige Phase vor uns. — Eine Erwärmung der Pflanze wird nun immer allmählich vor sich gehen. Daher wird die hierdurch eintretende Übersättigung sich durch Diffusion[1]) nach außen hin ausgleichen müssen. Es besteht ja für den Überschuß an Gas gar nicht die Möglichkeit, innerhalb der Gefäße in die gasförmige Phase überzugehen (21, S. 649).

Zu 2. Durch Steigerung oder Verminderung seines Partialdrucks. Ein theoretischer Fehler ist gerade bei der Berücksichtigung dieses Punktes in der Literatur über das Saftsteigeproblem gemacht worden. Ich zitiere hier nur eine Stelle als Beispiel und zwar aus Josts letzter Arbeit (9, S. 53): „Daß aber alle Gefäßwände bei passendem Überdruck leicht Luft eindringen lassen und daß aus diesem Grund Kohäsionssäulen von Wasser ausgeschlossen sind, das zeigt folgender Versuch: Eine bestimmte Stelle eines Zweigquerschnittes wurde mit Binokular . . . . . beobachtet, während eine seitliche Luftpressung in den Stamm . . . . unter 150 cm Hg erfolgte. Und da zeigt sich . . . . ., daß so gut wie jedes Gefäß in kürzester Zeit Luft austreten läßt.“

Die Querschnittsfläche, die bei diesem Versuch beobachtet wurde, stand unter dem herrschenden Luftdruck, während eine etwas tiefer gelegene Stelle unter einem Druck von 150 cm Hg stand. Es ist physikalich ganz selbstverständlich, daß bei einem derartigen Gefälle die Diffusion sehr stürmisch von statten geht. Es wird aber dabei übersehen, daß derartige Schwankungen in der Natur überhaupt nicht vorkommen. Sie werden niemals so groß

---

1) Günstig hierfür wirkt auch die durch Wärme und Lichtsteigerung bedingte Permeabilitätsänderung.

sein, daß sie nicht durch langsame Diffusion kompensierbar wären. Der Sinn der vorher zitierten Ansicht ist aber der, daß sowohl Wasser als auch Luft unter negativem Druck in einem Gefäße stehen.

Die negative Spannung in den Gefäßen geht aber nur von den Wasserfäden aus und nicht von dem Gas! Wie und wodurch sollte denn eine Gasverminderung entstehen? Von außen kann in das Gefäß Gas hineingelangen und zwar nur in gelöstem Zustande, da es von Parenchymzellen eingeschlossen ist. Das Gas muß also erst durch diese hindurchdiffundieren. Außerdem grenzen nach Strasburgers anatomischen Untersuchungen (29) Gefäße sehr selten direkt an Interzellulargänge. Tritt dieser Fall ein, so sind die Gefäßwände an dieser Stelle sehr stark verdickt. Die lebenden Zellen dienen den Gefäßen als Schutzscheiden gegen die Gasatmosphäre und regulieren durch ihre Tätigkeit (Plasmaströmung) den Gasgehalt in den Leitungsbahnen. — Ist die Transpiration einer Pflanze größer als ihre Wasserzufuhr, so werden in den Leitelementen die Wasserfäden gespannt. D. h. das Wasser wird, da weder seine Adhäsion an der imbibierten Gefäßwand noch seine Kohäsion überwunden wird, gedehnt. Das Volumen des Gefäßes wird dadurch nicht vergrößert. Das Gas befindet sich in demselben Volumen und unter demselben Druck (denn nur sein Partialdruck kommt in Frage), hat also gar nicht die Möglichkeit auszutreten!

2. Künstlich erzeugte Gasblasen in den Leitungsbahnen.

Wie es kam, daß dennoch von älteren Autoren Gasblasen gefunden wurden, zeigte mir eine zufällige Beobachtung. Ich untersuchte den Zustand des Gefäßinhaltes an einem welken *Tradescantia*-Sproß durch ein Beobachtungsfenster. Ein kleines Gewebeteilchen machte das Bild unscharf und mußte daher entfernt werden. Hierbei bemerkte ich in dem Augenblick, als ich die störende Schicht mit einer Lanzettnadel von dem über dem Gefäße liegenden Parenchym entfernte, eine graue Blase, die das Gefäß über das ganze Gesichtsfeld hinweg durchzog. Diese Blase zog sich ruckartig zusammen und war nach 2 Minuten wieder verschwunden. Ein Druck mit der flachen Seite der Lanzettnadel genügte, um die Blase wieder entstehen zu lassen. Diese Reaktion wurde auch an *Elatostemma* und *Cucurbita* beobachtet. Die Blasen zeigten bestimmte Formen, die beim Verschwinden durch ihr Verhalten scharf zu unterscheiden waren.

1. Das Gefäß war von einer einzigen Blase durchzogen, die innerhalb weniger Minuten verschwunden war. In anderen Fällen blieb die obere Blasenkuppe stehen und vibrierte stark, während die untere ruckartig von Leiste zu Leiste bis zur oberen heranrückte. Zuletzt nahm die Blase Kugelform an und verschwand schließlich.

2. Die Blase durchschnürte sich plötzlich an einem Gefäßring. Die beiden Teilblasen verhielten sich dann so wie im ersten Fall. Eine eigenartige Form der Abschnürung beobachtete ich in weitlumigen Gefäßen. Es blieb hier ein Teil der Blasenkuppe beim Zurückweichen von einer Leiste auf die nächste hängen. Dieser Blasenteil nahm nun mit fortschreitender Verkleinerung der Kuppe Entenschnabelform an und wurde schließlich ruckartig in die Blase hineingezogen.

3. Das Gefäß war von einer Kette von kleineren Blasen erfüllt (Jaminsche Kette). Das Verschwinden einer derartigen Kette dauerte sehr viel länger, da immer nur die äußersten Glieder schrumpften.

Bei einem turgeszenten Sproß dagegen, wo die Wasserfäden ja nur unbeträchtlich gespannt sind, ließen sich Blasen nur bei einer sehr starken Quetschung des Objektes erzeugen. Treten die Blasen hier einmal auf, so bleiben sie sehr viel länger als in der welken Pflanze erhalten (ich komme noch später darauf zurück). — Die Zahl der Versuche beträgt über 50. Bei drei von diesen schlossen sich die Blasen nicht wieder (vgl. S. 104). — In weiteren Versuchen wurde nun das parenchymatische Gewebe um die Gefäße durch Chloroform, Pikrinsäure oder Alkohol getötet. Auch hier verlief die Reaktion in genau derselben Weise und Zeitdauer. Irgend eine Tätigkeit lebender Zellen war in dem Verschwinden der Blase nicht zu vermuten.

Auch das Anlegen einer Wasserstrahlpumpe an ein Internodium oberhalb der Beobachtungsstelle hatte auf das Verschwinden keinerlei Einfluß. Nach den bisherigen Anschauungen muß das Auftreten einer Blase in einem gespannten Wasserfaden notwendig zu seiner Zerreißung führen. Das Gefäß würde damit für die weitere Zufuhr ausscheiden. Dieser Ansicht widerspricht aber das eben geschilderte Verschwinden der Blase. Eine Lösung findet dieser Widerspruch jedoch, wenn wir überlegen, wie diese Blasen zustandegekommen sind.

Der Druck, den die Hand auf die Nadel ausübt, genügt, um das Gefäß zusammenzupressen. Bei der plötzlichen Aufhebung

des Druckes springt die Membran infolge ihrer Elastizität annähernd in die alte Lage zurück; es bildet sich dabei im Innern des gespannten Wasserfadens ein Vakuum, das sich sofort mit Wasserdampf sättigt. — Die Wassermenge, die dem Volumen der Blase entspricht, wird durch den senkrechten Druck der Lanzettennadel wahrscheinlich nach beiden Seiten hinweggeschoben. Dadurch wird die Zugspannung des Wasserfadens, die trotz ihrer Größe auf einer nur minimalen Dehnung des Wassers beruht, durch die Wasseranreicherung zu beiden Seiten der Druckstelle für diese Zeit aufgehoben. Die Blase wird nun von einem zylindrischen Wassermantel umgeben, der beim Wiedereinsetzen der Zugspannung infolge seiner großen Kohäsion ein Zerreißen des Fadens an dieser geschwächten Stelle unmöglich macht. Wir können uns daher den Wasserfaden für die Einwirkung der Zugspannung als unversehrt denken. — Der kapillare Druck, der auf die beiden halbkugeligen Kuppen wirkt, bringt die Blase zum Schließen. Die Kontraktion der Blase ist nur dann nicht mehr möglich, wenn in der Blase dem kapillaren Druck entgegen eine zweite gleichgroße Kraft wirkt (Gas). Es wird sich aber auch hier nicht um ein Zerreißen des Fadens, sondern nur um eine dem Gasdruck entsprechende Vergrößerung der Blase handeln; denn die adhärierende Wasserschicht wird unabhängig davon, wie weit sich die Blasenkuppen voneinander entfernen, erhalten bleiben. Die Größenordnung der hierbei wirkenden Kraft und Gegenkraft ergibt folgende Berechnung.

Die Formel für den kapillaren Druck leitet sich von der Oberflächenspannung her und wird von W. Ostwald (20, S. 518) folgendermaßen angegeben:

$p = \frac{2g}{r}$, worin p der kapillare Druck, g die Oberflächenspannung des Wassers mit 77 Dynen auf cm/qu und r der Radius der Kugel ist.

Ich wähle als Beispiel eine Blase mit dem Durchmesser 30 μ = 0,003 cm.

Setze ich die Zahlen in die Formel ein, so erhalte ich:

$$p = \frac{154}{0{,}0015} \sim^{1)} \frac{10}{0{,}0001} \sim 100000 \text{ Dynen/qcm.}$$

1000000 Dynen sind ~ 1 Atmosphäre — 1 kg auf qcm,

100000 „ „ 100 g ~ $\frac{1}{10}$ Atmosphäre.

1) ~ bedeutet: ungefähr.

Der Druck, mit dem die Blase zusammengepreßt wird, ist $\sim \frac{1}{10}$ Atm.

In der Annahme, diese Blase sei mit Luft gefüllt, würde der Gasdruck auf 1 qcm = 1 Atm. sein. Der kapillare Druck bleibt aber, da ja nur die halbkugeligen Kuppen in Betracht kommen, unabhängig von der Länge der Blase konstant auf $^1/_{10}$ Atm.

Wenn dem Gasdruck von einer Atmosphäre auf 1 qcm nur ein kapillarer Druck von $^1/_{10}$ Atm. auf den qcm gegenübersteht, wird das Gas sein Volumen so weit vergrößern, bis sein Druck mit dem kapillaren Druck im Gleichgewicht[1]) ist (auf das 10fache). Da sich die Blasen aber schließen, ist mit dem Vorhandensein von Luft in ihnen nicht zu rechnen. Der durch Diffusion des im Gefäßwasser gelösten Gases in der Blase entstandene Druck muß jedenfalls unter $^1/_{10}$ Atm. liegen. Der Dampfdruck in der Blase wirkt dem kapillaren Druck erst dann entgegen, wenn er dessen Größe, in unserm Beispiel $^1/_{10}$ Atm., übertrifft. Dieser Fall tritt bei einer Temperatur von 45° C ein.

Experimentell wurde die hierfür kritische Temperatur durch lokale Erhitzung der Beobachtungsstelle zu ermitteln versucht. Die Erwärmung geschah mit einem kleinen Graphitheizkörper, der durch Starkstrom erhitzt wurde. Eine grobe Schätzung der absorbierten Wärme ermöglichte ein Thermometer, dessen Quecksilberkugel mit einem Blatt der Versuchspflanze umwickelt war und sich in derselben Entfernung wie der Stengel vom Heizkörper befand. So ergab sie eine Temperatur von 42° C. Ein Größerwerden trat nicht in allen Fällen ein, die Blasen in den weitesten Gefäßen dehnten sich ihres geringeren Kapillardrucks wegen sehr schnell aus. Sobald der Stengel sich wieder abkühlte, verkleinerten sich die Blasen und verschwanden. Bei der Erwärmung trat an den Parenchymzellen meistens der Wärmetot ein, was an der blaugrünen Verfärbung des Objektes zu erkennen war.

Es ist aber sicher, daß die gefundenen Gasblasen (Straßburger, Scheit, Kostecki) ihren Ursprung einzig und allein in der ungeeigneten Behandlung des Objektes haben.

---

1) Das langsame Verschwinden der Blasen in turgeszenten Sprossen kann hierauf zurückgeführt werden.

Abschnitt III.

Die Zugspannungen in den Gefäßen.

In dem zweiten Abschnitt dieser Arbeit habe ich durch Versuche nachgewiesen, daß kontinuierliche Wasserfäden auch bei der ungünstigsten Wasserversorgung in der Pflanze vorhanden sind. Diese wassererfüllten Leitungsbahnen endigen im Blatt. Ist nun im Parenchym durch ein Sättigungsdefizit der Turgor gesenkt, so wird die osmotische Saugkraft der Zelle dem Gefäßwasser gegenüber aktionsfähig. Das Wasser der Leitungsbahn muß sich, sofern eine gemeinsame Wand vorhanden ist, mit der osmotischen Kraft ins Gleichgewicht zu setzen suchen. — Die Blattsaugung hat aber außer dem Wurzelwiderstand noch einen bedeutenden Filtrationswiderstand in der Sproßachse zu überwinden. Die Wasserfäden werden also infolge ihrer Kohäsion unter Spannung stehen, die der Turgorsenkung der freiwerdenden Saugenergie entsprechen.

Diese theoretische Erkenntnis ist zuerst von Pfeffer (18, S. 195) und später mit weiteren Ausführungen von Renner vertreten worden. Renner erstrebte durch langjährige Potometerversuche (21—34) eine quantitative Bestimmung dieser Saugkräfte. Er stieß dabei auf das in der neueren Literatur viel besprochene Phänomen des „Rückstoßes" (21, S. 236). Ein Zweig, dessen untere Schnittfläche vollkommen mit Fett verschlossen ist, saugt durch die Längswände des darüber gelegenen entrindeten Holzkörpers aus einem Potometer. Die erschwerte Wasseraufnahme bringt zusammen mit starker Transpiration den Zweig zum Welken. Beim Abschneiden des Gipfels fand Renner nun stets ein augenblickliches Zurückweichen des Meniskus in der Meßkapillare. Renner glaubt, das dahin erklären zu müssen, daß durch die Zugspannungen ein Zusammenschrumpfen der Gefäßlumina eingetreten ist. Durch das Abscheiden des Gipfels wird nun ein Teil der Spannung plötzlich aufgehoben; eine Ausdehnung der deformierten Zellmembran verursacht das Zurückschnellen des Meniskus. — Von den Gegnern der Kohäsionstheorie ist diese Erscheinung auf ein Schrumpfen lebender Zellen zurückgeführt worden. Das Experiment soll nun im folgenden darüber Aufschluß geben, ob wir diese Zunahme des Gesamtdurchmessers lebenden oder toten Zellen zuzuschreiben haben.

Eine Klarstellung der Ergebnisse aus den Arbeiten von Friedrichs (3) und Kraus (12), die eine Volumveränderung am

lebenden Baume festgestellt hatten, dürfte hierdurch auch ermöglicht sein.

Zu diesem Zweck wurde mikroskopisch die Schrumpfung und Ausdehnung gemessen:

A. des ganzen Durchmessers (Rennerscher Rückstoß),

B. des einzelnen Gefäßes;

im Anschluß hieran soll kurz in

C. die Brauchbarkeit der quantitativen Meßmethoden besprochen werden.

A. Die mikroskopische Messung des „Rückstoßes".

Die folgenden Versuche wurden in den Monaten Mai bis September 1921 ausgeführt.

Hierbei kam es darauf an, festzustellen, ob bei dem Ausschalten der Blattsaugung durch das Abschneiden des beblätterten Gipfels eine meßbare Zunahme des Zweigdurchmessers vor sich geht. Ferner mußte dann die Ursache dieser Zunahme ermittelt werden. Ich gehe jetzt auf die Versuchsanordnung ein.

Es ist eine Grundbedingung für die exakte mikroskopische Messung, daß eine Verschiebung des Objektes nach irgend einer Seite hin während der Versuchsdauer nicht möglich ist.

Ein schweres eisernes Stativ wurde mit seiner Fußplatte durch eine starke Schraubzwinge auf einem Tisch befestigt. Zwei vom Stativ ausgehende Klemmen hielten den Versuchszweig in vertikaler Lage fest. Das unterste 6 cm lange Stück des Zweiges tauchte in ein mit Wasser gefülltes Meßgefäß ein, wofür sich folgende Ausführung bewährte. Ein planparalleles Metallkästchen aus starkem Messingblech hatte auf seiner Vor- und Rückwand ein Spiegelglasfenster. Der kleine Apparat war 10 cm lang, 4 cm breit und 10 cm hoch. Der aufgelötete Deckel besaß in der Mitte über dem Beobachtungsfenster eine Öffnung für den Zweig, links und rechts davon je eine Bohrung für den Potometeranschluß und ein Thermometer. Die äußere Wandung war mit Ausnahme des Fensters mit einem Filzmantel umgeben. Temperaturschwankungen des Wassers im Innern des Apparates wurden hierdurch vermieden. Die Durchleuchtung geschah durch eine hinter dem Gefäß stehende 100 K - Mikroskopierlampe. Zur Messung diente ein Zeißsches Meßmikroskop, dessen horizontale Verschiebung an einer Meßtrommel abgelesen werden konnte. Hierbei entsprach dem Intervall

zweier Teilstriche eine Seitenverschiebung von 10 μ. Eine Schätzung war noch bis auf weniger als 5 μ möglich. Die optische Ausrüstung des Meßmikroskops bestand aus einem Kompensationsokular 18 und dem Objektiv a3 (3 × 18). Das Okular besaß an Stelle eines Fadenkreuzes ein Mikrometer. Als Potometer fand eine mit Skala versehene Kapillare Verwendung, die durch ein Verbindungsstück in den Meßapparat mündete.

Die Versuchsobjekte waren gut gewachsene, voll beblätterte Zweige von *Syringa vulgaris* und später auch von *Lycium halimifolium*. Der Vorteil des Flieders anderen Objekten gegenüber besteht in der leichten Ablösbarkeit und dem innen massiven Holzkörper. Der Zweig wurde am Abend vor dem Versuch unter Wasser am Strauch abgeschnitten und blieb über Nacht im Laboratorium stehen.

Am Morgen wurde er um einige cm gekürzt und dann 2 cm oberhalb vom unteren Ende mit einem Ringelschnitt von 5 mm Breite versehen. Während dieses Vorganges wurde ein Trockenwerden des entrindeten Ringes, der ja nach der hierauf folgenden Verstopfung der Sproßbasis mit einem Gemisch aus Wachs und Kakaobutter die gesamte Wasseraufnahme übernimmt, durch Berieseln mit Wasser verhindert. — Das so vorbereitete Objekt wurde in die mittlere Öffnung des vollständig mit Wasser gefüllten Meßapparates eingeführt und durch einen vor der Behandlung aufgestreiften Gummistopfen abgedichtet. Flüssig gemachtes Fett vervollkommnete den luftdichten Abschluß. Das durch das Einsetzen des Zweigendes überschüssig gewordene Wasser entwich durch die Potometerkapillare. Sodann wurde der obere Teil des Sprosses in die Stativklemme gespannt und die Einstellung des Mikroskopes vorgenommen.

Die Anfangsmessung geschah so schnell wie möglich nach dem Einsetzen. Dabei wurde auf die sich stark abhebenden Konturen der äußeren Holzelemente des Ringes der einen Seite eingestellt, sodann durch Kurbeldrehung das Mikroskop so weit verschoben, daß sich das Fadenkreuz mit der Gegenkante deckte. — Die Tabelle 1 zeigt 5 Einzelversuche und den hieraus berechneten Mittelwert. Bei der weiteren Schilderung des Versuchsganges wird deshalb gleichzeitig die Bedeutung der einzelnen Rubriken in dieser Tabelle erklärt werden. Bei der Wetterangabe bedeutet h = heiter, b = bewölkt. Ein wagerechter Strich zeigt das Zurückweichen, ein senkrechter ein Stehenbleiben des Potometermeniskus an. Ein

Vergleichen der Durchmesserzunahme mit dem zurückgedrängten Wasservolumen in der Kapillare war bei der Größe des Meßapparates und der damit verbundenen Fehler nicht möglich. Die Anfangsmessung ist mit A eingetragen. — Nach 1 Stunde fand die zweite Ablesung statt (Tabelle 1, Messung 1). Hierbei wurde schon der Beginn einer Schrumpfung festgestellt. Bald darauf konnte man auch am Zweig die ersten Anzeichen des Welkens erkennen. Dies wählte ich zum Zeitpunkt der nächsten Ablesung (Messung 3). Eine Stunde später erfolgte dann die letzte Messung am intakten Sproß (Messung 4). Unmittelbar danach wurde der Gipfel dicht oberhalb der Klemmen mit einer scharfen Gartenscheere abgeschnitten und der Durchmesser des Stumpfes wieder gemessen.

Tabelle 1.

R. V. Nr.	Messung A	Messung 1	Messung 3	Messung 4	Messung 5′ nach 4	Wetter
5	5 740	5 730	5 720	5 720	5 740	b
7	6 525	6 515	6 515	6 510	6 525	h
8	4 470	4 455	4 455	4 455	4 475	h
9	5 530	5 520	5 510	5 505	5 525	h
10	6 100	6 100	6 090	6 090	6 105	h
Summe	28 375	28 320	28 290	28 280	28 370	
Durchschnitt	5 675	5 664	5 658	5 656	5 674	
				— 19	+ 18	

Tabelle 2.

R. V. Nr.	Messung A	Messung 1	Messung 3	Messung 4	Messung 5′ nach 4	Wetter	Potometer
11	7 370	7 367	7 360	7 360	7 390	h	—
12	4 870	4 860	4 850	4 850	4 860	h	—
13	6 610	6 600	6 590	6 590	6 600	h	
15	6 150	6 140	6 130	6 130	6 145	h	
16	8 175	8 163	8 165	8 165	8 181	b	—
Summe	33 175	33 130	33 095	33 095	33 176		
Durchschnitt	6 635	6 626	6 619	6 619	6 635		
				— 16	+ 16		

Das Resultat dieser Messung war stets eine Zunahme des Durchmessers.

Unter 32 Versuchen habe ich nur an dreien eine wesentliche Schwellung nicht beobachten können. Technisch verunglückte Versuche sind hierbei nicht berücksichtigt worden. Die graphische Darstellung des Ergebnisses (Fig. 1) führt uns den Verlauf des

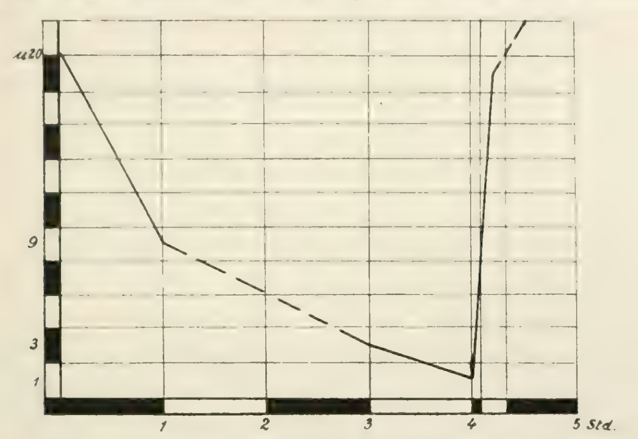


Fig. 1. „Rückstoß" am lebenden Holzkörper (Tab. 1).

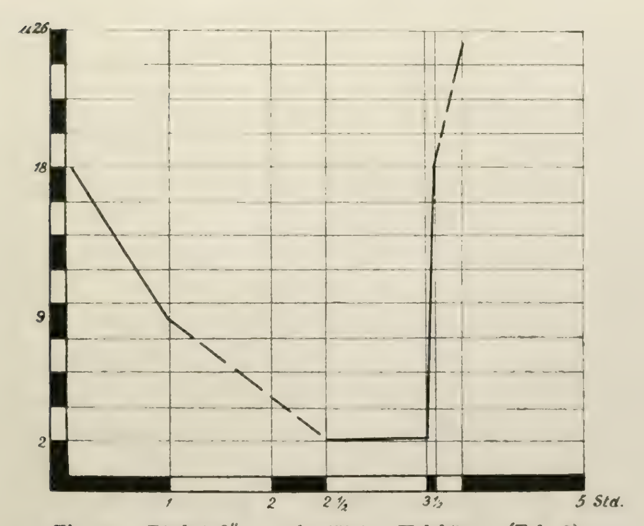


Fig. 2. „Rückstoß" am abgetöteten Holzkörper (Tab. 2).

Zu Fig. 1 u. 2. Die Ordinate zeigt die Änderung des Sproßdurchmessers in μ, die Abszisse die Zeitdauer, in der sie erfolgte, in Stunden an.

Vorganges noch viel deutlicher, als die bloßen Zahlen vor Augen. Auf der Abszisse sind die Ablesezeiten aufgetragen. Das Intervall zwischen der ersten und dritten Ablesung betrug im Mittel 2 Stunden. Da es aber nicht in allen Versuchen das gleiche war, ist sein

Verlauf in der Kurve nur durch Striche angedeutet worden. Die Ordinate zeigt die Änderung des Durchmessers in μ an. Der gestrichelt gezeichnete Verlauf des rechten Kurvenastes ist aus einer Ablesung 20 Minuten nach dem Abschneiden berechnet worden.

2. Nachdem die Feststellung der Schrumpfung und des Rückstoßes am lebenden Material gelungen war, wurde der Versuch an unten abgetöteten Zweigen wiederholt. Die Abtötung geschah am Abend vor dem Versuch. Dazu wurde das untere Zweigende 15 Minuten lang in kochendes Wasser gehalten. Die Länge dieses toten Stückes betrug 15 cm, wovon 5 cm am nächsten Morgen vor dem Versuch entfernt wurden. Die übrige Anordnung und der Gang der Versuche entsprechen ganz denen der vorigen. In der Tabelle 2 sind 5 solche Versuche und das aus ihnen berechnete Mittel zu finden.

Alle Versuche am abgetöteten Material ergaben genau denselben Verlauf der Schrumpfung und des Rückstoßes, wie die am lebenden Sproß.

Die Kurve dieser Reihe (Fig. 2) zeigt ein unverhältnismäßiges weiteres Ansteigen des Durchmessers nach dem Rückstoß. Dies dürfte wohl darauf beruhen, daß das Wasser den Gefäßen nicht von erschlafften Holzparenchymzellen entrissen werden kann und so eine schnellere Entspannung vor sich geht, als dies bei dem lebenden Objekt der Fall ist. Die minimale zahlenmäßige Differenz zwischen der Schrumpfung des lebenden und toten Materials dürfte kaum auf die Wirkung lebender Zellen durchzuführen sein. Es ist aber in beiden Versuchsreihen die Größe der Schrumpfung gleich der Ausdehnung beim Rückstoß.

Bei einzelnen Versuchen ist der Durchmesser sogar größer als der erste gemessene Wert, was sich dadurch erklären läßt, daß schon vor der Anfangsmessung eine Schrumpfung eingetreten war.

Der Beweis, daß die Veränderung des Durchmessers tatsächlich vorhanden ist, sagt über die Spannungen, die diese zuwege gebracht haben, quantitativ gar nichts aus. Ich habe daher, um einen groben Anhaltspunkt dafür zu gewinnen, geprüft, wie sich der Zweig bei der Saugung von ungefähr 1 Atmosphäre verhält. Dies geschah durch eine Wasserstrahlpumpe, die 6 Stunden an dem wassergesättigten Stumpf saugte, ohne daß eine meßbare Abnahme zu erkennen war. Dieses Resultat beweist, daß die Spannungen, die eine Schrumpfung herbeiführen, bedeutend größer sein müssen, als 1 Atmosphäre.

B. Die Schrumpfung am einzelnen Gefäß.

Ein direkter Beweis, daß die Zellumina geschrumpft waren, ist durch die mikroskopische Messung der Veränderung des Gesamtdurchmessers am abgetöteten Material noch nicht erbracht. Es ist allerdings nicht wahrscheinlich, daß die getöteten Holzparenchymzellen diese plötzliche Zunahme hervorrufen. Eine direkte Überprüfung und Messung des einzelnen intakten Gefäßes im Holzteil eines *Syringa*-Zweiges ist technisch nicht möglich. Die im Abschnitt II geschilderte direkte Beobachtungsmethode einzelner Gefäße auf den Zustand ihres Inhaltes hin erwies sich auch für eine Messung als durchaus brauchbar. Die Versuche sind im April und Mai des Jahres 1922 angestellt worden. Als Untersuchungsmaterial fanden *Tradescantia*, *Elatostemma* und *Cucurbita* Verwendung. Die Behandlung und Befestigung des Objektes auf dem Mikroskop war dieselbe wie in den Versuchen des Abschnittes II A. — Die Meßvorrichtung bestand in einem Zeißschen Okularschraubenmikrometer. Bei dem verwendeten Objektiv C (20) entsprechen 10 μ = 23,5 Teilstrichen der Kurbelskala.

Die Einstellung mußte auf die äußere Kontur der Verdickungsleisten erfolgen, da die Zellwand dazwischen nicht immer auf beiden Seiten gleich scharf zu erkennen war. Selbstverständlich sind die Messungen eines Versuches immer an ein und derselben Leiste vorgenommen worden. Der Versuch verlief folgendermaßen. Die Pflanze, von der ein Zweig mit einem Beobachtungsfenster versehen war, blieb unbegossen neben dem Mikroskop stehen, bis sie Welkungserscheinungen zeigte. In diesem Zustande waren an den Gefäßen zwischen den Verdickungsleisten Eindellungen zu beobachten. Hierauf wurde nun eine bestimmte Leiste gemessen (Tabelle 3a, Messung 1) und die Pflanze mit warmem Wasser begossen. Die weiteren Messungen geschahen von Stunde zu Stunde (Messung 2 und 3). Das aus den 10 aufgeführten Einzelversuchen berechnete Mittel zeigt eine Zunahme von 5 Teilstrichen der Mikrometerschraube. Das stellt eine Durchmesserzunahme von 2 μ dar. Hier machte ein Versuch eine Ausnahme, er zeigte nach dem Begießen wie die anderen Versuche eine Zunahme, dann aber eine starke Abnahme des Durchmessers. Diese Erscheinung kann dahin gedeutet werden, daß durch die vorherige Inanspruchnahme der Querschnitt des Gefäßes in eine elliptische Form gebracht worden war, bei der Aufhebung der Spannung die Kreisform wiederhergestellt wurde.

Es ist ein Einzelfall geblieben, ein besonderer Wert ist ihm daher nicht beizulegen.

Vor dem Begießen zeigt der Sproß keinerlei Turgorbewegungen, nach der Wasseraufnahme verändert er ständig seine Lage. Ein Zeichen dafür, daß eine Beschleunigung in der Wasserbewegung des Gefäßes eintrat, war die starke Plasmaströmung in den Parenchymzellen, die vorher fast gar nicht beobachtet wurde.

Ob eine Veränderung des Gefäßlumens durch deformierte Parenchymzellen zu erwarten sei, wurde durch Plasmolyseversuche geprüft.

Tabelle 3.

a.

Versuch Nr.	Messung 1	Messung 2	Messung 3
1	55	58	61
2	49	52	54
3	83	85	88
4	75	78	79
5	84	82	88
6	54	60	64
7	73	75	76
8	106	108	110
9	123	124	128
10	94	96	99
Summe	796	818	847
Durchschnitt	79,6	81,8	84,7

+ 5,1

b.

Versuch Nr.	in H_2O	in 10 % KNO_3	in H_2O
1	73,5	74	74
2	74	74	74
3	74	74	74
4	57	57	57,5
5	57	57	57
Summe	333,5	334	334,5
Durchschnitt	66,7	66,8	66,9

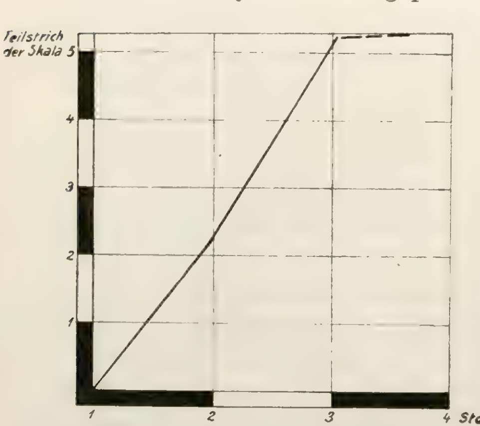


Fig. 3. Die Durchmesseränderung des einzelnen Gefäßes (Tab. 3a).

Eine Lamelle mit unversehrten Gefäßen wurde aus dem Stengel herausgeschnitten und die Verdickungsleiste eines Gefäßes in H_2O gemessen, dann in 10 % KNO_3-Lösung gelegt und bei vollkommener Plasmolyse des Parenchyms wieder eine Messung gemacht. Hierauf wurde das Objekt wieder in Wasser überführt. Das Gefäß zeigte bei allen Ablesungen keine wesentliche Veränderung des Lumens (Tabelle 3b).

Eine Saugung mit der Wasserstrahlpumpe ergab bei beiden Objekten ebenfalls keine Veränderung des Gefäßes.

Aus den Versuchen scheint mir hervorzugehen, daß die beobachtete Veränderung des Gefäßlumens auf dem Vorhandensein einer Kohäsionsspannung beruhen muß. Wie nun dieses Schrumpfen eigentlich vor sich geht, ist noch nicht erwiesen. Eine Entziehung des Quellungswassers dieser verholzten Leisten dürfte wohl als Erklärung nicht in Frage kommen.

C. Die Brauchbarkeit der quantitativen Meßmethoden.

Bei den quantitativen Messungen handelt es sich im allgemeinen darum, die Saugleistung eines Zweiges mit einer bekannten Größe (Leistung einer Wasserstrahlpumpe) zu vergleichen. Die Abweichungen, die die Methoden von Renner (21, 22) und Nordhausen (15, 16) voneinander zeigen, sollen hier kurz skizziert werden.

1. Methode Renner: Ein belaubter Zweig saugte aus einem Potometer. Nun wurde durch Anbringen von Klemmen und Kerben der Filtrationswiderstand im Zweig künstlich erhöht.

Angenommen der Zweig saugte aus dem Potometer gegen diesen Widerstand die Menge A.

(Hierauf wurde der Zweig oberhalb der Klemmen dekapitiert.)

Der Zweigstumpf saugte jetzt allein und nahm die Menge B auf.

Die Wasseraufnahme stieg nun durch das Anschließen einer Wasserstrahlpumpe (68 cm Hg) am oberen Ende bis zur Größe C an.

Das Vergleichen der „Pumpensaugung“ und der „Blattsaugung“ geschah nun derart, daß die „Stumpfsaugung“ B, um die Nachsaugung lebender oder deformierter Zellen zu eliminieren, von C abgezogen wurde und die Differenz der beiden Größen als „reine Pumpensaugung“ zu A den Vergleichswert lieferte.

Man kann aber diese Größen nicht einfach voneinander abziehen, da zwar die lebenden und deformierten Zellen ihre Saugtätigkeit bei der Einwirkung der Pumpe fortsetzen werden, die Saugkraft der Pumpe aber erst dann in der Saugleistung erkennbar sein wird, wenn sie größer als die Stumpfsaugung ist. Es wäre also der kleinere Fehler in der Berechnung: Die Nachsaugung der Zellen mit in Kauf zu nehmen und die ganze aufgenommene Menge C als Pumpenleistung anzusehen, sobald die Pumpe die Stumpfsaugung übertrifft.

2. Methode Nordhausen: Hier ist der Widerstand aus dem Zweig heraus verlegt worden, um so die bekannte Größe (Pumpe)

und die Saugkraft der Blätter unter möglichst gleichen Bedingungen arbeiten zu lassen. Als Widerstand diente ein kleiner Tonzylinder, der auf dem Potometer befestigt war. Die Filtrationsgeschwindigkeit war bei einer bestimmten Pumpensaugung konstant. Die Schnittfläche wurde durch eine dünne Schicht Ton mit dem Widerstand verbunden und nach außen hin luftdicht verschlossen. Nordhausen vergleicht also direkt die „Pumpensaugung" und die an der „Schnittfläche wirksame Zweigsaugung". Die Werte, die nach dieser Methode gefunden wurden, betrugen mehrere Atmosphären negativen Drucks. Die Annahme einer hinreichenden Wasserversorgung der Pflanze durch diese Kräfte hält Nordhausen nicht für möglich und sieht in den lebenden Stammzellen einen aktiven Faktor für die Wasserbewegung. Worin die Tätigkeit dieser Zellen besteht, führt er aber nicht aus.

Daß ich in den lebenden Stammzellen einen Regulationsapparat sehe, habe ich schon im Abschnitt II B ausgeführt.

Die Nordhausenschen Versuche sind nun derart wiederholt worden, daß sie sowohl an Zweigen mit lebender als auch abgetöteter Schnittfläche ausgeführt wurden. Das Zweigende wurde 15 cm weit am Abend vor dem Versuch abgekocht. Die Zweige waren am nächsten Morgen vollkommen frisch, so daß ich also annehmen durfte, daß durch die abgekochte Zone ein genügender Wassernachschub erfolgte.

a) Mit lebender Schnittfläche:

1. Versuch vom 13. IV. 21, 4 Uhr nachmittags. Kleines Südzimmer, bewölkt, Tonwiderstand 30 × 6 mm, Objekt: *Syringa*[1]).

P + W = 8,9; Zweig nach dem Einsetzen:

n der	1.'	2.'	3.'	4.'	5.'	6.'	7.'	8.'	9.'	10.'	11.	12.'
	11,	10,	11,	12,	12,	12,	12,	12,	11,	13,	12,	12;
n der	35.'	36.'	37.'	38.'	39.'	40.'						
	14,	12,	13,	14,	13,	13.						

P umgerechnet auf 76 cm Hg = 9,6.

Es ist also Z : P = 13 : 9,6 = 1,4 : 1; Z = 1,4 Atm.

2. Versuch vom 16. IV. 21, 11 Uhr vormittags. Kleines Südzimmer, bewölkt, Tonwiderstand 40 × 5,5 mm, Objekt: *Syringa*.

P + W = 5,6 in einer Minute; Zweig nach dem Einsetzen:

in der	1.'	2.'	19.'	20.'	35.'
	10,	10;	12,	12;	12 konstant.

P umgerechnet auf 76 cm Hg = 6.

Es ist also P : Z = 6 : 12 = 1 : 2; Z = 2 Atm.

1) Es bedeutet: W = Tonwiderstand, P = Pumpensaugung und Z = Blattsaugung. Die Zahlen sind Millimeter der Skala pro 1 Minute.

3. Versuch am 18. IV. 21, 11 Uhr vormittags. Kleines Südzimmer, Sonne, Tonwiderstand 40 × 5,5 mm, Objekt: *Syringa.*

P + W = 5,6 in der Minute; Zweig nach dem Aufsetzen:

in der 1.′ 3.′ 4.′ 7.′ 8.′ 10.′ 14.′ 17.′ 21.′ 29.′
10, 10,5, 10,3, 11, 12,1;
in der 43.′ 45.′
11,8.

P umgerechnet auf 76 cm Hg = 6.

Es ist also Z : P = 12 : 6; Z = 2 Atm.

b) Mit abgetöteter Schnittfläche:

4. Versuch vom 15. IX. 21. Kleines Südzimmer, Sonne, Tonwiderstand 30 × 6 mm, Objekt: *Syringa.*

(In den folgenden fünf Versuchen ist das untere Zweigende, wie vorhin besprochen, 15 cm weit abgekocht.)

P + W = 8,9 in der Minute; Zweig nach dem Einsetzen:

in der 1.′ 2.′ 3.′ und folgenden je 3 Minuten: 7,3; 7,8; 8,8; 9; 9,3; 10; 10,1; 9,83; 10; 10; 10,33; 10,33; 10,5; 10,33; 10,33 konstant.

P umgerechnet auf 76 cm = 9,6.

Es ist also Z : P = 10,3 : 9,6; Z = 1,07 Atm.

5. Versuch vom 16. IX. 21. Kleines Südzimmer, Sonne, Tonwiderstand 30 × 6 mm, Objekt: *Syringa.*

P + W = 8,9 in der Minute; Zweig nach dem Einsetzen:

in Intervallen von 3 Minuten in der Minute: 4,83; 6,16; 6,83; 7,33; 8; 8,33; 9; 9,6; 10,16; 11,33; 12,66; 13; 14,6; 14,5; 15,33; 15,66; 16,33; 16,55; 15,33; 14,66; 15; 15; 15 konstant.

P umgerechnet auf 76 cm Hg = 9,6.

Es ist also P : Z = 9,6 : 16,3 = 1 : 1,7; Z = 1,7 Atm.

6. Versuch vom 3. X. 21. Kleines Südzimmer, leicht bewölkt, Tonwiderstand 25 × 5,5 mm; Objekt: *Lycium halimifolium.*

P + W = 13,5 in der Minute; Zweig nach dem Einsetzen:

in Intervallen von 3 Minuten in der Minute: 17,33; 16,66; 16,33; 14,75; 15; 13,8; 13,3; 13; 12,66; 12,88; 12,5; 12,33; 14; 13,5.

P auf 76 cm Hg umgerechnet = 14,4.

Es ist also P : Z = 14,4 : 17,33; Z = 1,2 Atm.

7. Versuch vom 6. X. 21. Kleines Südzimmer, Sonne, Tonwiderstand 30 × 6 mm; Objekt: *Lycium halimifolium.*

P + W = 8,9 in der Minute; Zweig nach dem Einsetzen:

in Intervallen von 3 Minuten in der Minute: 9; 9,16; 9,66; 10; 10,5; 10,5; 10,5; 10,83; 11,83; 11,33; 11,33; 11,33; 11,83; 12; 11,83; 12; 12,5; 12,5; 13; 10,7.

P umgerechnet auf 76 cm Hg = 9,6.

Es ist also P : Z = 9,6 : 13; Z = 1,3 Atm.

8. Versuch vom 7. X. 21. Kleines Südzimmer, Sonne, Tonwiderstand 30 × 6 mm; Objekt: *Lycium halimifolium.*

P + W ≐ 8,9 in der Minute; Zweig saugt nach dem Aufsetzen:
in Intervallen von 3 Minuten in der Minute: 10,06; 13,33; 14,33; 14,66; 15,66; 16,66; 17,0; 17,33; 16,66; 16,66; 16,33; 16,63; 15,63; 16,33; 16,50.

P umgerechnet auf 76 cm Hg = 9,6.

Es ist also P : Z = 9,6 : 17,3; Z = 1,8 Atm.

Als Resultat dieser Versuche ist festzustellen, daß ein Unterschied in dem Verhalten des lebenden und toten Materials nicht zu konstatieren ist. Oder sollten die lebenden Stammzellen über der abgetöteten Zone diese Saugkräfte erzeugt haben?

Ich möchte an Hand von Versuchen (c) noch einiges zur Methode selbst sagen. Es folgen drei Versuche.

c) 9. Versuch vom 31. V. 21. Kleines Südzimmer, Sonne, Tonwiderstand 25 × 5,5 mm; Objekt: *Syringa.*

P + W = 23 in der Minute; Zweig nach dem Aufsetzen:
in Intervallen von 3 Minuten in der Minute: 7,6; 8,3; 8,6; 9,3; 9,3.

P umgerechnet auf 76 cm Hg = 25.

Es ist also P : Z = 25 : 9,3, dann ist Z = 0,36 Atm.

Hierauf wird der Gipfel abgeschnitten und P an den Stumpf (von 30 cm Länge) geschaltet. Stumpf saugt in den auf das Abschneiden folgenden Minuten 7, 7, 7, 7, 7; 2^{54}h: P + St[1]) in der Minute (Intervall 3 Minuten) 7, 7, 7; 3^{6}h: St allein 6,63, 6,63, 7; 3^{19}h: P + St 7, 7, 7; 3^{44}h: St allein 7, 7, 7.

10. Versuch vom 18. VI. 21, 10^{50} vormittags. Sonne, Tonwiderstand 25 × 5,5 mm; Objekt: *Taxus baccata.*

P + W = 23 in der Minute; Zweig nach dem Aufsetzen:
Intervall wieder 3 Minuten: 10,3; 10,66; 12; 12; 12,33; 12; 12; 11,8.

P umgerechnet auf 76 cm Hg = 25.

Es ist also P : Z = 25 : 12,3; Z = 0,5 Atm.

Der Zweig wurde dekapitiert; der 30 cm lange Stumpf saugte allein (Ablesungsintervall 3 Minuten) in der Minute: 11^{38}h: 9,25, 9, 8,5, 8,75; P + St 11^{47}h: 7,25, 7,25, 6,75.

11. Versuch vom 21. VI. 21, 10^{10}h vormittags. Kleines Südzimmer, Sonne, Tonwiderstand 25 × 5,5 mm; Objekt: *Lycium halimifolium.*

P + W = 16,4 in der Minute; Zweig nach dem Aufsetzen:
in Intervallen von 3 Minuten in der Minute: 9,33; 10; 9,85; nach 25′: 8,6.

P umgerechnet auf 76 cm Hg = 17,4.

Es ist also P : Z = 17,4 : 10; Z = 0,6 Atm.

Der Zweig wird abgeschnitten, Stumpf 40 cm lang, saugt allein St 3^{22}h: 7, 7, 6, 6,8; P + St 3^{37}: 6, 6, 6, 5,6; St allein 3^{54}: 5,2, 5, 5, 5,1, 4, 4; P + St 4^{13}h: 4,1, 4, 4, 4, 4; St wieder allein 4^{31}h: 3,85, 3,80, 3,82. 4^{43}h wird der Stumpf halbiert, $^1/_2$ St saugt dann: 8, 10,5; P + $^1/_2$ St 5^{2}h: 9,33, 9,33, 8,33, 5, 4, 8, 4, 3,5; $^1/_2$ St 5^{34}h: 3,3; P + $^1/_2$ St 5^{39}h: 4,5, 4,8, 5, 4,8[2]).

---

1) Die Abkürzung St bedeutet Stumpfsaugung.

2) P + St bedeutet die Pumpensaugung am Stumpf.

Die Saugkraft eines Zweiges (Versuch 11) ist nach dieser Methode mit 0,6 Atm. (45,6 cm Hg) berechnet worden. Dekapitiere ich nun den Zweig und lasse an dem Stumpf 70 cm Hg wirken, so mußte die Pumpe durch den Stumpf mehr aufnehmen als der beblätterte Zweig. Tatsächlich ist sie überhaupt erst fühlbar, wenn die Spannungen im Zweig sich einigermaßen ausgeglichen haben. Sie übertrifft während dieser Zeit nicht einmal die Stumpfsaugung.

Der Grund hierfür dürfte wohl folgender sein: Die Pumpe hat nur den konstant bleibenden Tonwiderstand zu überwinden, der beblätterte Gipfel aber den Filtrationswiderstand seiner Zweiglänge. Hierzu kommen noch, und das halte ich für das wichtigste Moment, künstlich durch die Versuchsanordnung geschaffene Widerstände, wie Blasenbildung durch das Abschneiden, Störungen im Aufsetzen u. a. m. (Besonders deutlich tritt das bei der Stumpfsaugung des Versuchs 11 zutage; nach dem Halbieren saugt der Stumpf plötzlich durch dieselbe Schnittfläche eine viel größere Menge, kurz darauf wird dann auch die Pumpensaugung fühlbar, die aber nur der Hälfte der Zweigsaugung entspricht.)

Die Widerstandsbildungen in der Ansatzzone am Tonzylinder lassen sich nicht kontrollieren, und folglich können wir über das Zahlenmäßige der tatsächlichen Zugspannung im Zweig nichts aussagen. Qualitativ zeigen diese Versuche, daß hohe Zugspannungen wirklich vorhanden sind; sie liefern somit einen weiteren Beitrag zur Kohäsionstheorie.

Abschnitt IV.

Der Filtrationswiderstand in Abhängigkeit von der Druckdifferenz.

Da die Angaben in der Literatur über diese Frage sehr spärlich sind, habe ich zwei Versuchsreihen angestellt, deren Ziel es war, die Abhängigkeit des Filtrationswiderstandes klar zu stellen:

1. im Sproß,
2. an der Wurzel.

Zu 1. Ein Zweig von *Gingko biloba* wurde im Oktober im Freien abgeschnitten und im Laboratorium unter Wasser nochmals gekürzt, sodann einen Tag stehen gelassen. Dann wurde der 30 cm lange, unbeblätterte Zweig auf ein Potometer gesetzt und am oberen Ende ein Kautschukschlauch angeschlossen, der mit einer als Vakuumreservoir dienenden 15-Literflasche in Verbindung

stand. Der Druck in der Flasche wurde durch eine Wasserstrahlpumpe um eine bestimmte Menge vermindert und blieb während der Versuchsdauer auf einige Millimeter konstant. Hierauf wurde die in einer Zeitdauer von dem Zweig bei verschiedenen Drucken aufgenommene Menge an der Potometerskala abgelesen und verglichen. Die Drucke, die so hergestellt wurden, waren: 19, 38, 57 cm Hg. Die geförderten Mengen verhalten sich dabei annähernd wie 1 : 2 : 3. Die genauen Zahlen sind in Tabelle 4 angegeben (vgl. auch Fig. 4).

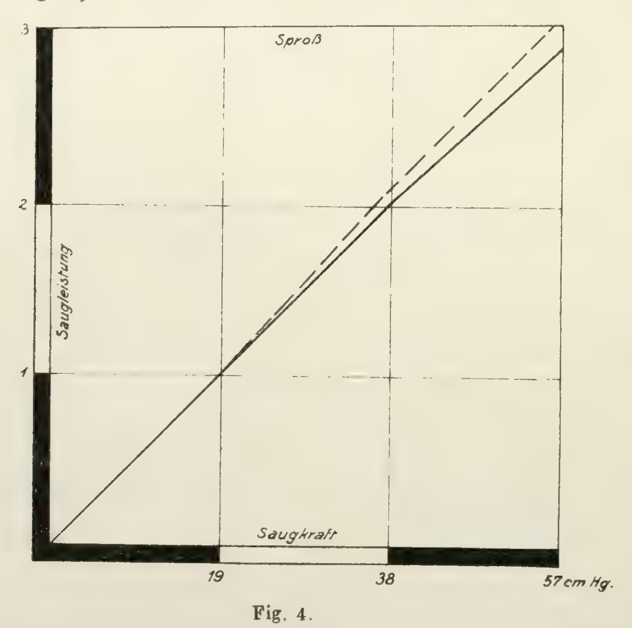


Fig. 4.

Tabelle 4.

19	38	57	cm Hg	57	38	19	cm Hg
8,8	18,0	24,6	cm Skala	25,0	16,8	7,7	cm Skala
1 :	2,04 :	2,8	—	3,2 :	2,2 :	1	

Bei diesen Druckunterschieden herrscht also vollkommene Proportionalität.

Zu 2 (an der Wurzel).

Für die zweite Frage liegt schon eine Angabe von Jost vor, der für den Filtrationswiderstand in der Wurzel keine Proportionalität konstatieren konnte.

Ich schildere jetzt die Ergebnisse einer Serie von 10 Versuchen, die mit 3 Monate alten, in Töpfen kultivierten *Phaseolus*-Pflanzen im Mai 1922 angestellt wurden.

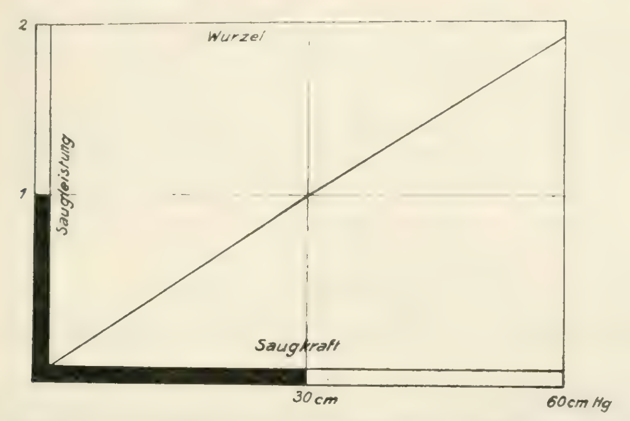


Fig. 5. Die Proportionalität zwischen Druckdifferenz und Filtrationswiderstand. Fig. 4 im Sproß (Tab. 4). — Fig. 5 in der Wurzel (Tab. 5).

Die bei einer bestimmten Saugkraft und einer konstanten Zeitdauer vom Stumpf abgegebene Flüssigkeitsmenge wurde durch Wägung bestimmt und mit der einer anderen Sauggröße verglichen. Der Druck wurde, wie bei den vorigen Versuchen durch Vakuumreservoir konstant gehalten. Ein Thermostat, in dem der durch einen Zinkblechzylinder gegen Verdunstung geschützte Topf stand, verhinderte einen störenden Einfluß von Temperaturschwankungen in der Topferde. Die Temperatur betrug konstant 15° C. Um den durch die Blutungsmenge verursachten Fehler zu beseitigen, wurde vor und nach jedem Versuch die Blutungsmenge bestimmt und das aus beiden Ablesungen berechnete arithmetische Mittel von der durch die Pumpe beförderten Menge abgezogen.

Tabelle 5.

Versuch Nr.	Saugung 30 Hg cm mg	Saugung 60 Hg cm mg	Blutung mg
1	40	80	6,2
2	50	80	6,2
3	60	90	5,0
4	35	90	4,6
5	60	95	4,6
6	40	90	3,0
7	35	75	4,0
8	50	95	3,0
9	30	60	0
10	65	120	0
Durchschnitt	46,5	87,5	3,66
— Blutung	— 3,66	— 3,66	—
	42,84	83,84	—

1 : 1,95

Die Drucke, mit denen ich arbeitete, waren 30 und 60 cm Hg. Die hierdurch geförderte Flüssigkeitsmenge des Seriendurchschnitts verhält sich wie 1 : 1,95.

Wir haben also auch hier eine vollkommen proportionale Abhängigkeit von der Druckdifferenz (die genauen Daten s. Tabelle 5; graphisch dargestellt in Fig. 5).

Dieses Resultat gilt natürlich für einen wassergesättigten Boden; darüber, ob im Freiland unter ungünstigeren Wasserverhältnissen für die Pflanze diese Proportionalität sich erhält, ist freilich hiermit nicht erwiesen.

Abschnitt V.

Die Abhängigkeit des Wurzelwiderstandes von der Temperatur.

Der Prozeß der Wasseraufnahme durch die lebende Wurzel ist wie alle Vorgänge, bei denen das Protoplasma aktiv beteiligt ist, von der Temperatur abhängig. Das Welkwerden von Pflanzen an warmen Vorfrühlingstagen, wenn die Erde noch stark abgekühlt ist, ist schon früh beobachtet worden. Diese Erscheinung ist aber erst von Sachs (26, S. 123) auf die Erniedrigung der Bodentemperatur zurückgeführt worden. Sachs erbrachte durch seine Versuche mit Kürbis und Tabakpflanzen den ersten experimentellen qualitativen Nachweis hierfür. Bei einer Abkühlung der Erde auf + 2° C sah er die Pflanzen welken, eine Erwärmung beseitigte diesen Zustand wieder. Die Differenz zwischen der Wasseraufnahme durch die Wurzeln und der Abgabe durch die Transpiration ist hier also so groß, daß Welken eintritt. Kosaroff (10) hat dann später die Wasseraufnahme durch die Pflanze unter niedrigen Temperaturen, sogar unter dem Gefrierpunkt, im Potometer gemessen. Durchschnittlich zeigte eine Versuchspflanze bei einer Senkung der Wassertemperatur von 19° auf 0° C einen Rückgang der Wasseraufnahme auf $^1/_4$ des Anfangswertes (bei 19° C).

Ein Bild von der Veränderung des Wurzelwiderstandes ist durch diese Versuche nicht gegeben worden. Denn es ist daraus nicht zu entnehmen:

1. die Transpirationsgröße unter beiden Aufnahmebedingungen,
2. die Größe der Saugkräfte, die diese Aufnahme bedingt haben.

Daher ist es notwendig zu wissen, in welcher Weise sich die Wasserabgabe an die oberirdischen Teile der Pflanze durch eine

Variierung der Bodentemperatur ändert. Die Feststellung kann dadurch erfolgen, daß eine Wasserstrahlpumpe mit einer konstanten Kraft an der Wurzel einer kurz über dem Erdboden dekapitierten Pflanze saugt. Die Flüssigkeitsmenge, die die konstante Kraft der Pumpe in einer bestimmten Zeit dem Stumpf bei verschiedenen Temperaturen entreißen kann, wird gemessen. Ein Vergleichen der bei den einzelnen Temperaturen abgegebenen Flüssigkeitsmenge läßt die jeweilige Veränderung des Wurzelwiderstandes erkennen. Eine volumetrische Messung der Abscheidung ist durch das Austreten von Gasblasen aus dem Stumpf erschwert. Denn in einem Auffangegefäß mit weitem Lumen ist der Niveauunterschied des Flüssigkeitsspiegels innerhalb eines Meßintervalls zu gering, bei engerem Lumen verhindert die Blasenbildung eine genaue Ablesung.

In den folgenden Versuchen mit *Helianthus* ist die Messung daher durch Wägung erfolgt. Die Sonnenblumen waren Ende Juli in Töpfen im Freien ausgesät. Die Versuche begannen im Oktober, sämtliche Versuchsobjekte waren gut entwickelt und ungefähr 1 m hoch. Die Versuchsanordnung mußte folgende zwei Gesichtspunkte berücksichtigen:

1. Der Gewichtsverlust des Topfes durfte nur der tatsächlich von der Pumpe geförderten Flüssigkeitsmenge entsprechen.
2. Die Bodentemperatur mußte während eines Meßintervalls konstant gehalten werden.

Die Pflanzen wurden am Abend vor dem Versuch in das Laboratorium gebracht, begossen und dann 5 cm über der Erde dekapitiert. Am Morgen wurde das oberste Stück des leicht blutenden Stumpfes mit dem Rasiermesser entfernt, hierauf ein eng anschließender, 8 cm langer Gummischlauch über den ganzen Stumpf gezogen und mit einer Drahtschlinge nur so weit festgezogen, daß eine Quetschung der Gefäße nicht zu erwarten war. Ein seitliches Eindringen von Luft war hierdurch verhindert. Das so vorbereitete Material kam in einen Zinkblechzylinder. Der Boden war fest aufgelötet, der Deckel dagegen abnehmbar und mit zwei Öffnungen versehen. Eine davon in der Mitte des Deckels ließ den obersten Teil der Schlauchverbindung des Stumpfes heraustreten. Durch das zweite, seitlich davon angebrachte Loch wurde ein Steckthermometer in den Topf eingeführt. Eine Beschädigung der Wurzel beim Einsetzen des Thermometers wurde dadurch vermieden, daß beim Aussäen ein Stock in die Erde des Topfes gesteckt wurde.

Vor dem Versuch vertauschte ich dann die beiden. Die Öffnungen wurden mit Watte verdichtet. Ein Gewichtsverlust durch Verdunstung war also ausgeschlossen. Schwankungen der Bodentemperatur während der Saugung verhinderte ein Thermostat, in dem der Topf vom Blechzylinder umschlossen stand. Zwischen der Doppelwand des Thermostaten befand sich Wasser. Seine Außenwandung bekleidete ein Filzmantel. Den Deckel bildete eine 1 cm dicke Filzplatte, die wiederum mit den entsprechenden Ausschnitten versehen war. In die Leitung der Wasserstrahlpumpe war eine 15-Literflasche als Vakuumreservoir eingeschaltet, von der eine mit Hähnen versehene Zuleitung zum Thermostaten führte. Diese Zuleitung passierte von der Flasche kommend ein Quecksilbermanometer, dann eine kleine Flasche zum Auffangen der abgesaugten Flüssigkeit, und endete mit einem Vakuumschlauch im Ansatz des Stumpfes.

Der Gang des Versuches nach der Vorbehandlung war folgendermaßen: Die geringe Flüssigkeitsmenge im Schlauch über der Stumpfoberfläche wird mit Fließpapier entfernt. Der Topf mitsamt dem Thermometer in seinem Blechzylinder wird auf die Wage gebracht, gewogen, sofort nach der Wägung in den Thermostaten gestellt und die Zuleitung zur Flasche angeschlossen, die Saugung am Manometer dann auf 56 cm Hg, also ungefähr $^3/_4$ Atm. eingestellt. Bei Vorversuchen wurde festgestellt, daß die Saugung in einer halben Stunde der Hälfte der in einer Stunde geförderten Menge entsprach. Deshalb ist bei allen Versuchen eine Saugdauer von 30 Minuten eingehalten worden. Nach einer halben Stunde wurde die Pumpenzuleitung abgenommen und der Topf wieder gewogen. Zuvor war die Schlauchhöhle über der Stumpfoberfläche wieder abgetupft worden. Der zweite Wägungswert wurde nun von dem ersten abgezogen, und der so ermittelte Gewichtsverlust zeigte die abgegebene Flüssigkeitsmenge an. Die Temperatur im Topf und Thermostaten wurde nun durch Begießen oder Nachfüllen mit entsprechend temperiertem Wasser nach oben oder unten verändert. Nach einem weiteren Meßintervall wurde wieder zur Anfangstemperatur zurückgegangen und so der zuerst gefundene Wert überprüft. Der Unterschied zwischen beiden war nur gering. In Tabelle 6 sind die Resultate von 18 Versuchen mit mindestens fünf Messungen für jede angegebene Temperatur zusammengestellt. Den Mittelwert aus den Versuchen in graphischer Form zeigt die Fig. 6. Ich komme zur Besprechung dieser Kurve.

Tabelle 6.

Versuch Nr.	10° C mg	12° C mg	14° C mg	18° C mg	20° C mg	24° C mg	30° C mg
1					185	200	
			80				
2				190			350
							320
4				125	175		275
5			110				
6			140				385
7	90		135		75		
					120		
9			130		200	230	
			130				
10	30	60	110	170		190	
				110			
11	35		120		170		
			125				
12		60	110			140	
14			130			320	
			85				
15	70	90		140	205		
		90					
16	30		80				
	30						
17			140	125			
			130				
18		70			120		
19					170	170	250
					140		
20	70					160	
Summe . .	355	370	1755	860	1560	1410	1580
Durchschnitt	51	74	117	143	156	201	316

Die Temperaturen zwischen 1° und 10° C zeigen keine wesentliche Veränderung der abgegebenen Menge. Dagegen ist ein ruckartiges Nachlassen des Widerstandes zwischen 10 und 14° C zu beobachten. Der weitere Anstieg der Kurve geht bis ungefähr

36° C in logarithmischer Form vor sich. Durch längere Einwirkung dieser letztgenannten Temperatur tritt anscheinend schon eine Störung in den lebenden Zellen auf, der Filtrationswiderstand verringert sich weiter, die Wurzeln sterben ab.

Das sprunghafte Steigen der abgegebenen Flüssigkeitsmenge bei einer Erhöhung von 10 auf 14° C wurde durch die dreifache Zahl von Messungen bei dieser Temperatur sichergestellt. Es liegt nahe, dieses Verhalten auf das aktive Einsetzen der lebenden Zellen bei Temperaturen über 10° C zurückzuführen. Daß es sich hierbei

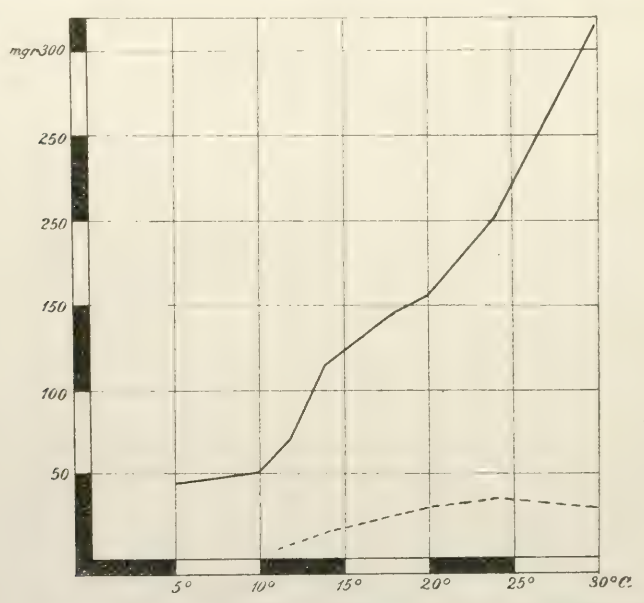


Fig. 6. Kurve der Abnahme des Wurzelwiderstandes mit steigender Temperatur bei *Helianthus annuus* (s. auch Tab. 6).

nicht so sehr um die aktive Pumptätigkeit, sondern um eine sprunghafte Durchlässigkeitsänderung der Plasmahaut handelt, zeigt der Verlauf der gestrichelt gezeichneten Blutungskurve (Fig. 6). — Die Blutungsmessungen sind an gleichalten Pflanzen gemacht worden, und eine Saugung an ihnen ergab gleichlautende Resultate, wie sie bei dem sonst verwendeten Versuchsmaterial gefunden wurden. — Rysselberghe (26) fand, wenn auch mit einer ganz anderen Methode, diesen Sprung der Permeabilitätsänderung für *Sambucus* bei ungefähr 12° C. Es ist leicht möglich, daß er für verschiedene Spezies bei verschiedenen Temperaturen liegt.

Abschnitt VI.

Zusammenfassung der Ergebnisse.

1. Direkte mikroskopische Beobachtungen bewurzelter Sprosse zeigen, daß die Kontinuität der Wasserfäden trotz der Spannung in allen Gefäßen einer erschlafften Pflanze auch unter den für die Wasserzufuhr ungünstigsten Bedingungen erhalten bleibt. Die Einwirkung des vollen Sonnenlichts bei einer gleichzeitigen Schattentemperatur von 34° C ändert an diesem Zustand nichts.

2. Das Vorhandensein einer Kohäsionsspannung unter den beobachteten Umständen wird durch eine Erscheinung beim Verletzen der Gefäße unter Quecksilber erwiesen: Quecksilber wird direkt an die Wasserfäden anschließend von diesen in die Gefäße hineingerissen.

3. Es wird vom physikalischen Standpunkt aus klargelegt, daß für das in dem Gefäßwasser gelöste Gas keine Möglichkeit vorhanden ist, sich in Blasenform innerhalb der Leitungsbahnen auszuscheiden.

4. Durch Versuche wird gezeigt, daß das von älteren Autoren gefundene Auftreten von Blasen in den Gefäßen ausschließlich auf eine ungeeignete Methodik zurückzuführen ist.

5. Daß der von Renner am Potometer beobachtete Rückstoß tatsächlich, wie Renner vermutet hat, auf einer Ausdehnung des geschrumpften Holzkörpers beruht, wird durch mikroskopische Messungen sowohl am lebenden als auch am getöteten Material beobachtet.

6. Der Durchmesser des einzelnen Gefäßes krautiger Pflanzen zeigt bei starker Transpiration und ungenügender Wasserzufuhr eine meßbare Verringerung, die nur durch die Kohäsionsspannung in den stets intakt gefundenen Wasserfäden zu erklären ist.

7. Gegen die Ansicht Nordhausens, daß die von ihm gefundenen hohen Saugkräfte an abgeschnittenen Zweigen nur unter der Mitwirkung lebender Stammzellen denkbar sind, sprechen den seinen analoge Versuche an partiell abgetötetem Material.

8. Sowohl in der Wurzel, als auch im Sproß zeigt der Filtrationswiderstand eine vollkommene Proportionalität mit der Druckdifferenz.

9. Bei *Helianthus annuus* wurde bei Temperaturen von 14 bis 30° C eine stetige Verringerung des Wurzelwiderstandes beobachtet.

Dagegen weist der Widerstand zwischen 10 und 14° C eine sprunghafte Abnahme auf, die in der Aktivität der lebenden Wurzelzellen ihre Ursache haben dürfte.

Am Schlusse meiner Arbeit möchte ich meinem Lehrer Herrn Prof. Dr. O. Renner für die rege Anteilnahme und die zahlreichen Anregungen danken, durch die er meine Untersuchungen unterstützt hat. Für die freundliche Beratung in physikalischen Fragen bin ich dem wissenschaftlichen Mitarbeiter der Zeißwerke Herrn Dr. M. Herschkowitsch zu Dank verpflichtet. Herrn Direktor Höppener verdanke ich die liebenswürdige Überlassung einiger optischer Instrumente.

Jena, Botanisches Institut.
Pfingsten 1922.

Zitierte Literatur.

1. A. J. Ewart, The ascent of water in trees. Phil. Transact. Roy. Soc. London, Ser. B, Vol. 198, p. 41, 1905.
2. — —, l. c., Vol. 199, p. 341, 1908.
3. Friedrich, Über den Einfluß der Witterung auf den Baumzuwachs. Zentralbl. f. d. ges. Forstwesen, 23. Jahrg., S. 471, 1897.
4. Freundlich, Kapillarchemie. Leipzig. 1909.
5. Hales, Statik der Gewächse. Halle. 1748.
6. Holle, Hans, Untersuchungen über Welken, Vertrocknen und Wiederstraffwerden. Flora, Bd. 108, S. 73, 1915.
7. v. Höhnel, Franz, Über den negativen Druck der Gefäßluft. Diss. Wien 1876.
8. Jost, L., Pflanzenphysiologie. 1913.
9. — —, Zeitschrift f. Botanik, Heft I, 1916.
10. Kosaroff, Einfluß verschiedener äußerer Faktoren auf die Wasserbewegung in der Pflanze. Diss. Leipzig. 1897.
11. Kostecki, E., Verteilung von Gasblasen des Holzes von *Fagus silvatica* und *Picea excelsa*. Diss. Freiburg i. S. 1910.
12. Krauß, Gregor, Die tägliche Quellungsperiode der Pflanzen. Abhandl. d. Nat. Ges. Halle, Bd. XV, 1881.
13. Landolf-Börnstein, Physikalisch-chemische Tabellen. Berlin. 1905.
14. Meyer, Jul., Zur Kenntnis des negativen Druckes in Flüssigkeiten. Zeitschr. f. Elektrochem. 17, 1911.
15. Nordhausen, M., Über die Saugkraft transpirierender Sprosse. Ber. d. dtsch. Bot. Ges. 34, 1916.
16. — —, Zur Kenntnis der Saugkraft und der Wasserversorgung transpirierender Sprosse. Jahrb. f. wiss. Bot. 58, S. 295, 1917.
17. — —, Weitere Beiträge zum Saftsteigeproblem. Jahrb. f. wiss. Bot. 60, S. 907, 1921.

18. Pfeffer, Studien zur Energetik der Pflanze. Abhandl. d. sächs. Ges. d. Wiss., Leipzig, Bd. 18, S. 260, 1892.
19. — Physiologie I. S. 195, 1897.
20. Ostwald, Wilh., Allgemeine Chemie. 1917.
21. Renner, O., Experimentelle Beiträge zur Kenntnis der Wasserbewegung. Flora, Bd. 103, S. 171, 1911.
22. — —, Versuche zur Mechanik der Wasserbewegung. Der Druck in den Leitungsbahnen von Freilandpflanzen. Ber. d. dtsch. bot. Ges., Bd. 30, S. 576, 1912.
23. — —, Theoretisches und Experimentelles zur Kohäsionstheorie der Wasserbewegung. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 56, 1915.
24. — —, Versuche zur Mechanik der Wasserversorgung. Ber. d. dtsch. Bot. Ges., Bd. 36, S. 172, 1918.
25. Rysselberghe, Rec. de l'inst. bot. de Bruxelles. VI, 1901.
26. Sachs, J., Physiologische Mitteilungen verschiedenen Inhaltes. Bot. Ztg., S. 123, 1860.
27. Scheit, Die Wasserbewegung im Holze. Bot. Ztg. 12/13, 1884.
28. Straßburger, E., Bei- und Verrichtung der Leitungsbahnen in der Pflanze. Jena, 1891.
29. Ursprung, A., Filtration und Hebungskraft. Ber. d. dtsch. Bot. Ges., Bd. 33, S. 112, 1913.
30. — —. Über die Bedeutung der Kohäsion für das Saftsteigen. 1913.

Physiologisch-ökologische Untersuchungen über die Dürreresistenz der Xerophyten.

Von

N. A. Maximow.

Die morphologischen und physiologischen Besonderheiten der Pflanzen trockener Standorte interessieren seit langem ebenso wie die Landwirte, die darin den Schlüssel zur Zucht dürreresistenter Sorten der Kulturpflanzen suchen, auch die Botaniker vom Fach, besonders solche, die sich mit Pflanzengeographie und Ökologie beschäftigen. Nach der einstimmigen Meinung der Fachleute muß das Wasser als der hauptsächlichste, die Physiognomie der Pflanzen einer Gegend bestimmende Faktor angesehen werden. Demnach sind auch Hydro-, Meso- und Xerophyten die wichtigsten ökologischen Typen der Pflanzenwelt, d. h. einerseits Wasser- und Halbwasserpflanzen, andererseits Wüsten- und Steppenpflanzen, und zwischen ihnen die Mittelgruppe der Mesophyten mit ziemlich unbestimmten Eigenschaften und Grenzen. Unsere Kulturpflanzen gehören fast alle dieser Mittelgruppe der Mesophyten an, und nur einige von ihnen, die am meisten trockenresistenten, können zu den Xerophyten gerechnet werden.

Welche sind nun die Besonderheiten, die den Xerophyten die trockenen und heißen Gegenden zu besiedeln erlauben, wo die Mesophyten des mäßig feuchten Klimas aus Wassermangel unvermeidlich zugrunde gehen? Die Antwort auf diese Frage suchte man seit langem in äußeren, ins Auge fallenden morphologischen und anatomischen Merkmalen dieser Pflanzen, wie Reduktion der Blattoberfläche, Ersatz der Blattspreiten durch Blattstiele oder sogar abgeflachte oder kantige Sprosse, Schutz der transpirierenden Fläche durch dicke Kutikula, Haare, Wachsüberzug usw. Daß die Aufmerksamkeit hauptsächlich auf äußere Merkmale gerichtet wurde,

war die natürliche Folge davon, daß die Forscher die Xerophytenflora nur auf ihren längeren oder kürzeren Reisen in die Wüsten kennen lernten, aber keine Gelegenheiten hatten, ihre physiologischen Eigenschaften genauer zu studieren. Nur durch die Gründung botanischer Versuchsstationen und Laboratorien in den Steppen und Wüsten wurde das Studium der Xerophyten an ihren natürlichen Standorten und ein tieferes Eindringen in die Eigentümlichkeiten ihrer Lebensweise ermöglicht. Die erste Stelle unter diesen Laboratorien gebührt dem botanischen Wüstenlaboratorium des Carnegie Instituts in Tucson (Staat Arizona der Vereinigten Staaten Nordamerikas). Da auch für Rußland, seiner geographischen Lage zufolge, das Studium der dürreresistenten Pflanzen von großer Bedeutung ist, wurden auch dort Laboratorien solcher Art begründet; im Jahre 1913 wurde ich nach Tiflis berufen, um das pflanzenphysiologische Laboratorium beim dortigen botanischen Garten zu begründen, das die Aufgabe haben sollte, die physiologischen Eigenschaften der Flora des Kaukasus zu erforschen. Während der ersten 6 Jahre bestand eine der wichtigsten Aufgaben dieses Laboratoriums unter meiner Leitung darin, auf das genaueste diejenigen physiologischen Eigentümlichkeiten der Xerophyten zu erforschen, die ihre hervorragende Dürreresistenz bedingen können. Obgleich die Untersuchungen noch nicht gänzlich abgeschlossen sind (sie werden nach meiner Abreise von meinem Mitarbeiter im Tifliser Laboratorium, jetzt dessen Vorsteher, W. G. Alexandrov in derselben Richtung weitergeführt), so erlauben sie doch, die auf ungenaue Vorstellungen gegründeten Ansichten über die Wasserbilanz der Xerophyten bedeutend zu ändern. In der folgenden Mitteilung sind die wichtigsten bisherigen Ergebnisse unserer Untersuchungen zusammengestellt.

Schon die oberflächlichste Bekanntschaft mit der Xerophytenflora solcher Halbwüsten, wie die schon am Anfang des Sommers austrocknende Umgebung von Tiflis, berechtigt zu dem Schluß, daß die Mehrzahl der einheimischen Xerophyten, die ohne Schaden die Sommerdürre aushalten können, sich gar nicht so sehr in ihrem Habitus und ihrer Struktur von denjenigen Mesophyten unterscheiden, die zusammen mit ihnen während des regenreichen Frühjahrs sich entwickeln, später aber unter den sengenden Strahlen der Sonne zugrunde gehen. Ein einfacher Versuch lehrt uns auch, daß von einem besonders großen Schutz der Xerophyten gegen Wasserabgabe keine Rede sein kann: es genügt an einem heißen Tage,

den Sproß eines solchen Xerophyten, wie z. B. des bekannten *Peganum harmala*, zu pflücken, um ihn schon in den Händen des Beobachters welken zu sehen, noch ehe es gelingt, ihn ins Laboratorium zu bringen. Ähnliche Beobachtungen an den Xerophyten Ost-Javas hatten Kammerling (1) zur Überzeugung gebracht, daß solche Pflanzen, die in den trockensten Gegenden einheimisch sind, nach dem Abschneiden aber schnell welken, aus der Zahl der „echten" Xerophyten gestrichen und zu den Pseudo-Xerophyten gerechnet werden müssen, ein Vorschlag, der gewiß nicht angenommen werden kann, aber dafür bezeichnend ist, wie tief bei den Botanikern der Gedanke sich eingebürgert hat, daß die Xerophyten sich durchaus durch eine sehr geringe Transpiration auszeichnen müssen.

Beobachtungen solcher Art, wie auch die Angaben der Züchter, daß die dürreresistenten Kulturpflanzen durch keine besonders starke Entwicklung des Haarkleides, der Wachsüberzüge und anderer äußeren Schutzmittel gegen Wasserabgabe sich auszeichnen, veranlaßten mich schon zu Beginn der Arbeiten des Pflanzenphysiologischen Laboratoriums in Tiflis, die Transpiration der Pflanzen von xero- und mesophytem Typus vergleichend zu untersuchen. Die Bedingungen dafür waren besonders günstig, da das Laboratorium von den Xerophyten der trockenen Abhänge des botanischen Gartens unmittelbar umgeben ist, und daneben die schattigen, künstlich bewässerten Teile des Gartens eine genügende Auswahl ausgesprochener Mesophyten erlauben.

Wir haben uns in erster Linie mit der Intensität der Transpiration, d. h. mit der Bestimmung des Wassergewichtes, das die Flächeneinheit einer Pflanze in der Zeiteinheit verliert, befaßt, da ja die Intensität der Transpiration als ein unmittelbares Maß für den Schutz der Oberfläche der Pflanze gegen Wasserverlust angesehen werden kann. Für die Versuche, die ich zusammen mit Frl. L. G. Badriev und Frl. W. A. Simonov (2) angestellt habe, bedienten wir uns außer den wildwachsenden Xero- und Mesophyten des Botanischen Gartens auch der in der kaukasischen Abteilung des Gartens kultivierten typischen Xerophyten Armeniens. Die wichtigsten Ergebnisse sind in Tabelle I zusammengestellt, worin die Intensität der Transpiration in Milligramm auf 1 qcm Blattoberfläche pro Stunde und auf ein und dasselbe Sättigungsdefizit der Luft von 10 mm umgerechnet worden ist. Die Versuche wurden im Schatten mit abgeschnittenen und in Wasser gestellten Pflanzen durchgeführt.

Tabelle I.

Intensität der Transpiration bei Xero- und Mesophyten.

a) Mesophyten:		b) Xerophyten:	
Lamium album	3,6	*Sedum maximum*	2,8
Viola odorata	4,0	*Zygophyllum Fabago*	4,9
Papaver strigosum	4,1	*Verbascum ovalifolium*	8,8
Vinca major	4,5	*Alcea ficifolia*	9,8
Sonchus oleraceus	4,5	*Stachys Kotschyi*	12,7
Campanula rapunculoides	4,8	*Cladochaeta candidissima*	13,2
		Falcaria Rivini	13,7

Wie aus der Tabelle ersichtlich, haben die Xerophyten eine weit höhere Intensität der Transpiration als die Schatten-Mesophyten; nur das sukkulente *Sedum maximum* macht in dieser Hinsicht eine Ausnahme. Sogar die stark behaarte *Stachys-* und *Cladochaeta*-Art zeigt keine Tendenz zur Einschränkung der Transpiration. Diese hohe Intensität der Transpiration ist jedoch nicht ganz unerwartet: Schon ihrem Standorte nach sind die Xerophyten Sonnenpflanzen, und zahlreiche Versuche einer ganzen Reihe von Forschern, mit Geneau de Lamarlière (3) an der Spitze, bis zu den im Tifliser Laboratorium erhaltenen Versuchsresultaten von Frl. L. D. Frey (noch nicht veröffentlicht) und Frl. L. N. Kochanowsky (4) haben zweifellos festgestellt, daß die in direktem Sonnenlichte aufgewachsenen Pflanzen eine viel höhere Transpirationsintensität besitzen als die, die sich im Schatten entwickelt haben. Als Beispiel will ich hier nur die Bestimmungen der Transpirationsintensität bei *Helianthus annuus* und *Phaseolus vulgaris*-Pflanzen von L. D. Frey anführen, die in der Sonne und im Schatten in Töpfen aufgezogen waren und während des Versuches gleich beleuchtet (mit Sonnenlicht) wurden.

Tabelle II.

Die mittleren Tageswerte der Transpirationsintensität bei Sonnen- und Schattenpflanzen.

		Schattenpflanzen:	Sonnenpflanzen:
Helianthus annuus —	8./VI.	6,6	8,2
	9./VI.	7,6	8,7
	10./VI.	8,0	9,6
Phaseolus vulgaris —	27./VI.	5,5	9,1
	28./VI.	5,3	8,2

Wenn also die Xerophyten ihre Transpiration einschränken, so geschieht das nur durch allgemeine Reduktion ihrer Blattober-

flächen, keinesfalls aber (eine Ausnahme bilden vielleicht die Sukkulenten, die überhaupt einen besonderen physiologischen Typus darstellen) durch Herabsetzung der Transpirationsintensität auf die Flächeneinheit, und ein größerer Schutz ihrer Epidermis gegen Wasserverluste spielt dabei keine Rolle. Im Einklange mit dieser Schlußfolgerung stehen auch die bekannten anatomischen Befunde W. R. Zalenskys (5), der gezeigt hat, daß die Zahl der Spaltöffnungen auf die Flächeneinheit bei stärker xerophytisch gebauten Pflanzen größer ist als bei weniger xerophyten, und daß bei einer und derselben Pflanze die höher inserierten Blätter, die sich bei größerer Wasserabgabe und erschwerter Wasseraufnahme entwickelt hatten, viel mehr Spaltöffnungen besitzen als die niedriger am Stengel befestigten. Eine Bestätigung dieser Schlußfolgerung können wir auch in der im Tifliser Laboratorium durchgeführten und noch nicht veröffentlichten Untersuchung von W. G. Alexandrov finden, worin in sorgfältig ausgeführten Versuchen, mit Anwendung verschiedener Methoden zur Bestimmung der Transpiration, unzweifelhaft festgestellt worden ist, daß die Blätter höherer Insertionsstufen unter gleichen äußeren Bedingungen, auf die Flächeneinheit bezogen, beträchtlich mehr Wasser verlieren als die Blätter der niedrigeren Insertionsstufen. Ich führe hier einen von seinen Versuchen an, den er in einer, anderen Fragen gewidmeten Abhandlung veröffentlicht hat (6).

Tabelle III.

Die Transpiration der *Helianthus*-Blätter.

Insertionsstufe	10	18	24
Intensität der Transpiration .	1,89	2,45	3,39

Die Transpiration der Pflanzen ist eng verbunden mit der Kohlensäureassimilation. Dieser Zusammenhang besteht darin, daß die Kohlensäure in das Blatt durch dieselben Spaltöffnungen eintritt, durch die der Wasserdampf austritt. Daraus folgt, daß, wenn bei intensiver Assimilation die Spaltöffnungen weit geöffnet sind, die Pflanze viel Wasser verbrauchen muß, daß aber, wenn wegen Wassermangels die Spaltöffnungen sich schließen, auch die Assimilation eingestellt wird. Eine Pflanze, die wegen äußerster Luft- oder Bodentrockenheit in einen Zustand fortwährenden Welkens gerät, hungert unvermeidlich und entwickelt sich langsam; hiermit vor allem erklärt sich die kümmerliche Entwicklung der Pflanzen auf trockenen Standorten oder in trockenen Jahren. Dieser Zu-

sammenhang zwischen Transpiration und Assimilation findet seinen quantitativen Ausdruck in dem (in der landwirtschaftlichen Literatur schon seit langem angenommenen, oft aber ganz anders gefaßten) Begriff des Transpirationskoeffizienten, d. h. dem Verhältnisse zwischen dem Gewichte der in einer Vegetationsperiode produzierten Trockensubstanz und der Menge des in derselben Periode transpirierten Wassers. Bei ziemlich gleichen äußeren Bedingungen ist die Größe des Transpirationskoeffizienten für eine jede Pflanze ziemlich konstant, variiert aber bedeutend für verschiedene Pflanzen, und deswegen kann auch seine Größe bis zu gewissem Grade anzeigen, wie günstig für die Pflanze das Verhältnis zwischen seinen beiden Hauptprozessen, der Assimilation und der Transpiration, sich gestaltet hat.

Auf Grund der Bestimmungen des Transpirationskoeffizienten bei den Getreidepflanzen, aber mehr noch auf Grund rein theoretischer Betrachtungen hat sich bei den Agronomen schon seit langem die Ansicht fest eingebürgert, daß die Größe des Transpirationskoeffizienten unmittelbar auf den Grad der Dürreresistenz hinweisen muß: je niedriger der Koeffizient, d. h. je weniger Wasser bezogen auf die Gewichtseinheit der produzierten Trockensubstanz die Pflanze verbraucht hat, um so xerophiler ist sie und um so geeigneter für die Kultur in ausgeprägt trockenen Gegenden. Von demselben Standpunkt ausgehend haben die amerikanischen Forscher Briggs und Shantz (7, 8) in großem Maßstabe ausgeführte, umfangreiche Bestimmungen des Transpirationskoeffizienten (Water-requirement) bei vielen Sorten und Arten von Kulturpflanzen und wildwachsenden Gewächsen vorgenommen. Die Resultate ihrer Arbeit haben aber ihre Erwartungen nicht gerechtfertigt und haben sich überhaupt als wenig klar erwiesen: wenn auch für die Getreidepflanzen die früheren Beobachtungen bestätigt werden konnten, war doch für die anderen Pflanzen kein Zusammenhang zwischen Trockenresistenz und Transpirationskoeffizienten festzustellen.

Dieser negative Befund schien mir aber die Frage nicht ganz erschöpft zu haben, es schien mir also der Mühe wert, mich mit ihr näher zu befassen. Zu diesem Zwecke habe ich zusammen mit W. G. Alexandrov (9) im Laufe einiger Jahre die Wechselbeziehungen zwischen Transpiration und Assimilation wie bei den Kulturpflanzen, so auch besonders bei wildwachsenden Xerophyten untersucht; jedoch hielten wir es für besser, für diese Wechselbeziehung den Ausdruck „Produktivität der Transpiration“, der von

Prof. L. Iwanov (10) eingeführt wurde, zu verwenden. Wir verstehen darunter den reziproken Wert des „Transpirationskoeffizienten“, d. h. die Menge (in Grammen) der während der Vegetationszeit angehäuften Trockensubstanz der Pflanze, bezogen auf 1 kg des verbrauchten Wassers. So erhält man Zahlen, die anschaulicher sind und mehr den Kern der Sache treffen.

Ich bin außerstande, hier alle von uns erhaltenen Resultate anzuführen; Tabelle IV enthält nur die Zusammenfassung der wichtigsten Ergebnisse.

Tabelle IV.

Produktivität der Transpiration nach den Versuchsergebnissen des Tifliser Pflanzenphysiologischen Laboratoriums.

Versuche des Jahres 1915	Transpirationskoeffizient	Produktivität der Transpiration	Versuche des Jahres 1916	Transpirationskoeffizient	Produktivität der Transpiration
Zygophyllum Fabago	741	1,35	*Cladochaeta candidissima*	878	1,14
Artemisia scoparia	705	1,42	*Artemisia fasciculata*	800	1,25
Medicago sativa	664	1,51	*Centaurea ovina*	767	1,30
Cirsium acarna	574	1,74	*Artemisia fragrans*	747	1,34
Helianthus annuus	569	1,76	*Euphorbia virgata*	696	1,44
Gossypium herbaceum (King.)	462	2,16	*Phaseolus vulgaris*	538	1,86
			Helianthus annuus	481	2,08
Triticum vulgare	435	2,30	*Amaranthus retroflexus*	345	2,90
Salsola kali	273	3,66	*Kochia prostrata*	331	3,02
Zea Mays (Bessarabka)	260	3,85	*Portulaca oleracea*	308	3,25
			Panicum italicum	302	3,31

Tabelle IV zeigt uns zuallererst, daß in ihrer oberen Hälfte, wo die Produktivität der Transpiration nicht größer ist als 1,5 g Trockensubstanz auf 1 l verbrauchten Wassers (Transpirationskoeffizient nicht kleiner als 650), Pflanzen zusammengestellt sind, die sich alle als typische Xerophyten erweisen, wie die *Artemisia*-Arten, *Medicago sativa,* die von Deckhaaren ganz graue *Centaurea ovina,* die weiße *Cladochaeta candidissima.* Die Mitte der Tabelle nehmen mehr oder weniger mesophile Pflanzen ein, wie die Bohne, der Weizen, die Sonnenblume, mit der Produktivität der Transpiration zwischen 1,5—2,5 g (Transpirationskoeffizient 650—400); und endlich am Ende der Tabelle finden wir wieder dürreresistente Pflanzen, wie die meistenteils einjährigen *Salsola*- und *Amaranthus*-Arten, und unter ihnen auch die Hirse und den Mais; die Produktivität der Transpiration dieser Gruppe ist höher als 2,5 g (Koeffizient weniger als 400).

Vergleichen wir diese Resultate mit den Bestimmungen der Transpirationsintensität der Pflanzen verschiedener ökologischer Typen, so sehen wir, daß die am intensivsten das Wasser abgebenden Pflanzen es am wenigsten produktiv verbrauchen: starker Wasserverbrauch deckt sich bei ihnen nicht mit entsprechender Erhöhung der Assimilation. Dabei ist zu bemerken, daß die meisten Xerophyten dieser Gruppe ein großes Wurzelsystem besitzen, das viele Male länger ist als die oberirdischen Teile; unwillkürlich bekommt man den Eindruck, als ob diese Pflanzen eine starke Saugpumpe nötig hätten, um das Wasser durch die stark entwickelten unterirdischen Teile zu befördern, und daß die stark transpirierenden Blätter als solche Saugpumpe funktionierten. Die das Wasser produktiver verbrauchenden Mesophyten zeichnen sich auch durch eine niedrigere Intensität der Transpiration aus, wie wir schon gesehen haben; und nur ein kleiner Teil infolge Einjährigkeit weniger typischer Xerophyten entspricht der auf Grund a priorer Betrachtungen gebildeten Vorstellung, daß die Xerophyten das Wasser produktiv verbrauchen müssen.

Alle bis jetzt besprochenen Versuche waren bei einer und derselben Bodenfeuchtigkeit durchgeführt worden, die 60 % der vollen Wasserkapazität des Bodens betrug; diesen Grad der Bodenfeuchtigkeit werden wir weiterhin als „optimal" bezeichnen. Da das Wasser immer in genügender Menge vorhanden war, wäre es denkbar, daß die Xerophyten in unseren Versuchen ihren Wasserverbrauch nicht ganz ökonomisch gestaltet hätten, daß also erst bei höherer Bodentrockenheit ihre spezifischen Eigenschaften deutlicher hervortreten würden. Um Zweifel solcher Art zu beseitigen, haben wir parallel mit der oben angeführten eine zweite Serie von Versuchen angestellt, worin die Bodenfeuchtigkeit immer nur 40 % der Wasserkapazität betrug. Für die ziemlich schwere Tonerde, die wir zu unseren Versuchen gebrauchten, entsprach diese Verminderung des Wassergehaltes einer Verkleinerung der für die Pflanze zugänglichen Wassermenge um das Doppelte. Diesen Feuchtigkeitsgrad werde ich im weiteren als „minimal" bezeichnen, eine Bezeichnung, die um so mehr der Wirklichkeit entspricht, als in dem heiß-trockenen Klima von Tiflis die Pflanzen dieser Serie oft wirklich minimale Dimensionen zeigten.

Das nächste Ziel dieser Versuchsserie war zu verfolgen, wie die Verminderung der Bodenfeuchtigkeit auf die Trockensubstanz bei Pflanzen verschiedener ökologischer Typen und auf die Pro-

duktivität der Transpiration einwirkt. Antwort darauf gibt uns Tabelle V, in der die Größe der Ernte in Gramm und in relativen Zahlen (die Ernte bei optimaler Bodenfeuchtigkeit für 1,00 angenommen), sowie auch die relativen und absoluten Werte der Produktivität der Transpiration angeführt sind.

Tabelle V.

Vergleichung der Erntegröße und der Produktivität der Transpiration bei Pflanzen, die bei verschiedener Bodenfeuchtigkeit aufgezogen wurden.

	Bodenfeuchtigkeit	Erntegewicht		Produktivität der Transpiration	
		absolut	relativ	absolut	relativ
Brassica sinapistrum	60	21,72	1,00	1,15	1,00
	40	5,87	0,21	1,24	1,08
Artemisia fasciculata	60	30,16	1,00	1,25	1,00
	40	16,74	0,56	1,05	0,84
Centaurea solstitialis	60	67,48	1,00	1,34	1,00
	40	32,32	0,48	1,44	1,07
Zygophyllum Fabago	60	68,98	1,00	1,47	1,00
	40	51,12	0,74	1,21	0,82
Phaseolus vulgaris	60	41,88	1,00	1,86	1,00
	40	20,23	0,48	1,98	1,06
Helianthus annuus	60	120,05	1,00	2,13	1,00
	40	52,0	0,43	2,01	0,94
Verbascum ovalifolium	60	86,24	1,00	2,03	1,00
	40	49,15	0,57	2,03	1,00
Atriplex hortensis	60	16,09	1,00	2,26	1,00
	40	4,28	0,27	2,02	0,89
Datura Stramonium	60	24,89	1,00	2,32	1,00
	40	4,57	0,18	2,70	1,16
Amaranthus retroflexus	60	96,52	1,00	2,90	1,00
	40	75,51	0,78	3,50	1,23
Panicum italicum	60	121,30	1,00	3,31	1,00
	40	85,31	0,70	3,66	1,11
Zea Mays	60	50,57	1,00	3,48	1,00
	40	26,06	0,52	4,55	1,35

Vergleichung der Erntegrößen zeigt uns, daß in den meisten Fällen die Verminderung der der Pflanze zugänglichen Wassermenge um das Doppelte auch eine ungefähr ebenso große Verkleinerung des Trockensubstanzgewichts zur Folge hat, wobei die Xerophyten keine besonderen Vorteile vor den Mesophyten zeigen. Daraus erhellt, daß die Xerophyten keine trockenheitliebenden

Pflanzen sind: Überfluß des Wassers im Boden befördert ihr Wachstum, Wassermangel drückt es sichtbar herab. Wenn wir also diese Pflanzen in der Natur ausschließlich auf trockenen Standorten antreffen, so müssen wir dies hauptsächlich ihrem langsamen Wachstum und ihrem Bedürfnis nach Sonnenlicht zuschreiben; die schnellwachsenden Mesophyten unterdrücken die Xerophyten dort, wo nur für sie genug Wasser vorhanden ist. Was aber die Gruppe der schnellwachsenden Xerophyten betrifft, wie die Arten von *Panicum*, *Salsola Kali*, *Amaranthus* und andere annuelle Gewächse (bei denen wir schon die hohe Produktivität der Transpiration hervorheben konnten), so können diese auch in der Natur erfolgreich mit den Mesophyten konkurrieren; dank dieser Fähigkeit erweisen sie sich oft als lästige Unkräuter.

Was weiter die Produktivität der Transpiration betrifft, so zeigt uns Tabelle V, daß bei den meisten Pflanzen die Verminderung der Bodenfeuchtigkeit keine merkliche und bestimmte Veränderung dieser Größe hervorruft. Nur bei den schnellwachsenden, einjährigen xerophilen Pflanzen, die schon eine höhere Produktivität der Transpiration besitzen, erhöht sich die letztere unter dem Einfluß des Wassermangels; doch ist auch diese Erhöhung keine so bebedeutende, daß man darauf irgendwelche Schlüsse basieren könnte.

Wichtiger und interessanter als die Erforschung des Einflusses der Bodenfeuchtigkeit auf die Produktivität der Transpiration wäre das Studium des Einflusses der Luftfeuchtigkeit. Es ist schon längst in zahlreichen Arbeiten, von welchen ich nur diejenigen von Briggs und Shantz (8) und Tulaikov (11) erwähnen will, festgestellt worden, daß eine Erhöhung der Lufttrockenheit unvermeidlich eine Vergrößerung der Transpirationskoeffizienten, oder, was dasselbe ist, eine Verminderung der Produktivität der Transpiration zur Folge hat. Vom physiologischen Standpunkte aus ist dies ganz verständlich, da die Trockenheit der Luft die Diffusion des Wasserdampfes aus den Spaltöffnungen beschleunigt, während der Eintritt der Kohlensäure in das Blatt keine Beschleunigung erfährt. Da aber die Transpiration namentlich dadurch sich von der Evaporation unterscheidet, daß die Pflanze einigermaßen ihre Wasserabgabe regulieren kann, so entsteht die Frage, ob wir nicht bei den Xerophyten die Fähigkeit finden werden, ihre Transpiration so einzuschränken, daß dadurch die Assimilation so wenig wie möglich vermindert wird, mit anderen Worten: ob wir nicht infolge Erhöhung der Lufttrockenheit bei den Xerophyten ein geringeres

Fallen der Produktivität der Transpiration finden werden, als bei den Mesophyten zu bemerken ist.

Bis jetzt gibt es keine bestimmte Antwort auf diese Frage, hauptsächlich vielleicht deshalb, weil wir einstweilen noch nicht imstande sind, in unseren Versuchen die Luftfeuchtigkeit so leicht und einfach zu regulieren, wie wir es mit der Bodenfeuchtigkeit tun können. Ein Versuch zur Lösung dieser Frage ist von W. G. Alexandrov (12) durchgeführt. Als er die Produktivität der Transpiration bei Pflanzen, die vom 1. April bis zum 15. September zu verschiedenen Zeiten ausgesät worden waren, verglich, hatte er Gelegenheit, den Einfluß der zuerst ständig zunehmenden, später wieder allmählich abnehmenden Lufttrockenheit zu verfolgen. Wegen der geringen Zahl verfügbarer Vegetationsgefäße und der Dimensionen des Vegetationshäuschens im Tifliser Pflanzenphysiologischen Laboratorium mußte er sich leider auf zwei Pflanzenarten, *Helianthus annuus* und *Atriplex hortensis*, beschränken, von welchen er die letztere für dürresistenter hält als die erste. Bei diesen Versuchen hat sich herausgestellt, daß die Produktivität der Transpiration bei beiden Pflanzen in der Mitte des Sommers bedeutend fällt, im Herbst aber schnell wieder zunimmt. Der resistentere *Atriplex* zeigt diese Schwankungen in kleinerem Maße als die Sonnenrose; jedoch scheint es mir voreilig, allgemeine Schlüsse daraus zu ziehen. Ich führe hier eine kurze Übersicht über die Ergebnisse Alexandrovs an.

Tabelle VI.

Produktivität der Transpiration der zu verschiedenen Zeiten ausgesäten Pflanzen.

Datum der Aussaat:		1./IV.	1./V.	15./VI.	14./VII.	16./VIII.	15./IX.
Helianthus annuus	absolut	3,5	2,9	1,7	1,5	2,5	3,2
	relativ	100	83	49	43	72	95
Atriplex hortensis	absolut	4,0	3,0	2,2	2,3	2,9	3,8
	relativ	100	75	55	58	73	95

Wenn sich aber auch herausstellen sollte, daß die Xerophyten ihre Transpiration besser regulieren können als die Mesophyten, so könnte man doch schwerlich erwarten, daß zwischen diesen beiden Gruppen ein sehr scharfer Unterschied bestände. Daß es sich in Wirklichkeit so verhält, davon überzeugen uns die Untersuchungen von Frau T. A. Krasnosselsky-Maximow (13) über die periodischen Tagesschwankungen des Wassergehaltes der Blätter

verschiedener Pflanzen. Sie haben gezeigt, daß sogar bei den extremen Xerophyten in den heißen Mittagsstunden der Sommertage eine ansehnliche Wasserverarmung eintritt, die zu völligem Welken führt. So konnte bei *Zygophyllum Fabago* ein Verlust von 25—27% des in den Blättern enthaltenen Wassers festgestellt werden, bei *Artemisia fasciculata* bis 28%, bei *Salsola Kali* bis 22%. Ebenso zeigten auch meine Untersuchungen über den Gang der Transpiration an hellen Tagen (14), daß die Transpiration der Xerophyten genau so gehorsam dem Gange der meteorologischen Faktoren folgt, wie diejenige der Mesophyten, daß also in dieser Hinsicht kein Unterschied zwischen ihnen bemerkt wird.

Die Gesamtheit der Arbeiten des Tifliser Pflanzenphysiologischen Laboratoriums, die zur Ermittelung der physiologischen Eigentümlichkeiten der Xerophyten vorgenommen wurden, führt uns also zu der Schlußfolgerung, daß wir uns von der Vorstellung trennen müssen, die Xerophyten seien Pflanzen, die trotz Wassermangels in der Luft und im Boden unbekümmert ihre Entwicklung fortsetzen können, weil sie von einer ganzen Reihe von Anpassungen (dicke Kutikula, Haare, Wachsüberzug) vor zu großem Wasserverlust sicher geschützt sind. Diese Anschauung trifft nur für Kakteen, Agaven, Aloë und andere sukkulente Pflanzen zu, kann aber gar nicht für unsere Steppen- und Halbwüstenxerophyten gelten, die keine großen Wasservorräte besitzen. Letztere Pflanzen verbrauchen das mit Mühe bezogene Wasser ziemlich wieder oder sogar sehr intensiv, sie verarmen sichtbar an Wasser in den Mittagsstunden; und das Verhältnis zwischen Wasserverbrauch und Trockensubstanzgewinn erweist sich für sie als nicht besonders günstig. Wie die Beobachtungen in den trockenen Gegenden zeigen, stellen selbst die resistentesten Xerophyten ihr Wachstum während der Zeit der höchsten Hitze und Dürre ein, um es erst dann wieder aufzunehmen, wenn das herbstliche Sinken der Temperatur und die ersten Niederschläge die Möglichkeit dazu bieten. Ferner entwickeln sich alle diese Xerophyten weit besser bei erhöhter Bodenfeuchtigkeit und können deshalb ganz und gar nicht als trockenheitliebende Pflanzen bezeichnet werden, will man diese Bezeichnung buchstäblich verstehen.

Was unterscheidet sie gleichwohl von den Pflanzen des Mesophytentypus? Darauf kann man kurz antworten: nicht Trockenheitsliebe, sondern Dürreresistenz. Alle Pflanzen, die starker Dürre ausgesetzt sind (mit Ausnahme vielleicht der Kakteen und einiger

anderer Sukkulenten), verlieren einen ansehnlichen Teil des in ihnen enthaltenen Wassers, und mit ihm auch ihren Turgor, kurz gesagt, sie welken. Und wollen wir den Unterschied zwischen dürreresistenten und nicht resistenten Pflanzen begreifen, müssen wir uns näher mit dem Zustande des Welkens bekannt machen.

Gewöhnlich ist man geneigt, das Welken als etwas für die Pflanze Schädliches und Verderbliches zu betrachten, als einen pathologischen Prozeß, dem die Pflanze jedenfalls vorzubeugen trachten muß. Diese Ansicht entspricht aber nicht ganz der Wirklichkeit. Das Welken ist eine natürliche und in ihren Folgen wohltätige Reaktion der Pflanze auf den Wassermangel in ihren transpirierenden Teilen. Das äußerliche Merkmal des Welkens, der Turgorverlust der Zellen hat eine wichtige Folge, nämlich den völligen Verschluß der Spaltöffnungen, wodurch der Wasserverlust vielerorts verringert und bei stark entwickelter Kutikula sogar ganz sistiert werden kann.

Aber außer diesem nützlichen Effekt (der Verlangsamung des Wasserverlustes) kann das Welken bei genügender Dauer und Intensität für die Pflanze auch schädliche Folgen haben. In seiner interessanten Untersuchung über das Welken unterscheidet Caldwell (15) zwei Fälle: vorübergehendes Welken (temporary wilting) und dauerndes (permanent wilting). Das erste stellt sich in allen Fällen ein, wo zu schnelle Wasserabgabe von der Wasseraufnahme nicht eingeholt werden kann, und verschwindet von selbst ohne neue Bodenbefeuchtung, schon bei Beseitigung der Bedingungen, die die erhöhte Wasserabgabe hervorgerufen hatten, z. B. bei Eintritt des Abends oder trüben Wetters. Für die Pflanze vergeht es gewöhnlich ohne Schädigung und spurlos. Das zweite, dauernde Welken tritt ein, wenn im Boden das ganze für die Pflanze zugängliche Wasser verbraucht ist und jeder weitere, wenn auch sehr unbedeutende Wasserverlust der Pflanze von außen nicht mehr ersetzt werden kann. Dieses permanente Welken, das die ganze Pflanze von den Blättern bis zu den kleinsten Verzweigungen des Wurzelsystems umfaßt, läßt tiefe Spuren in der Pflanze zurück: die Wurzelhaare werden plasmolysiert und sterben ab; selbst völlige Durchfeuchtung des Bodens ist nicht imstande, sogleich die frühere Schnelligkeit der Wasseraufnahme wiederherzustellen; dazu müssen erst neue Wurzelhaare ausgebildet werden. Wenn aber solches permanente Welken zu lange andauert, also der Wassergehalt in den lebenden Zellen der Pflanze unter das für das Leben unentbehrliche Minimum

sinkt, dann beginnt der Untergang der Pflanze. In der welkenden Pflanze beginnt vor dem völligen Absterben der Kampf um das Wasser in den einzelnen Teilen: die oberen Blätter saugen für gewöhnlich den unteren das Wasser ab und rufen hiermit deren Austrocknung oder ihr Abwerfen hervor. Einer ebensolchen austrocknenden Wirkung von seiten der transpirierenden Blätter können auch die wachsenden Sproßenden, die sich entfaltenden Blüten oder die reifenden Früchte ausgesetzt sein, was Wachstumshemmung, taube Blüten oder unentwickeltes Korn zur Folge hat.

Bedenken wir also, daß das Welken und zwar permanentes Welken für die Pflanzen trockner Standorte ein unvermeidlicher Zustand ist, so müssen wir bei ihnen nach Eigentümlichkeiten suchen, die ihnen dazu helfen, dieses Welken ohne schädliche Wirkungen oder mit dem minimalsten Schaden während einer langen Periode auszuhalten. Solche Eigentümlichkeiten können äußere morphologische oder anatomische und auch innere, physiologische sein. Ich bin geneigt, vor allem hierher den Reichtum der Xerophyten an verholzten Elementen zu zählen, der ihnen die allgemeine bekannte „Rauhheit" verleiht und der den schädlichen mechanischen Folgen des Turgorverlustes vorbeugt, wodurch der Turgorverlust bei den Xerophyten bei oberflächlicher Bedeutung oft gar nicht bemerkbar ist. Ebenso müssen auch die Ausbildung einer verdickten Kutikula, eines Wachsüberzuges, vielleicht auch der Deckhaare, die, wie wir gesehen haben, keinen sichtbaren Einfluß auf die Herabsetzung der Transpirationsintensität bei Pflanzen mit offenen Spaltöffnungen haben, ohne Zweifel die Wasserabgabe durch die Kutikula einer welken Pflanze bedeutend herabsetzen und eben damit der Pflanze helfen, die anhaltende Dürre ohne zu starken Wasserverlust zu ertragen. Wichtig ist auch die Wasserspeicherung in den oberirdischen oder in den unterirdischen Teilen der Pflanze (fleischige Wurzeln, Knollen, Zwiebeln, die so häufig bei den Xerophyten vorkommen); diese Wasservorräte, zwischen welkenden Blättern und Wurzeln eingeschaltet, werden langsam und allmählich verbraucht, und schützen die zarten wasseraufnehmenden Teile des Wurzelsystems vor der Austrocknung.

Jedoch sind nicht nur die äußeren Merkmale für die Xerophyten bezeichnend, mehr noch, nicht sie bedingen in erster Linie ihre Dürreresistenz. Die wichtigsten Faktoren der Dürreresistenz müssen wir in den inneren physiologischen Eigenschaften suchen. Eine von diesen Eigenschaften ist schon längst von Fitting (16) hervor-

gehoben worden, später auch von Iljin (17, 18) und in den Arbeiten des Tifliser pflanzenphysiologischen Laboratoriums (19), dies ist der verhältnismäßig hohe osmotische Wert in den Zellen der Xerophyten. Er erlaubt es den welkenden Xerophyten, eine höhere Saugkraft zu entwickeln, und deshalb werden sie beim Eintreten der Dürre in dem Kampf ums Wasser die Oberhand über die Mesophyten behalten. Die hohe Konzentration des Zellsaftes erleichtert außerdem den Xerophyten die Wasseraufnahme aus dem immer salzreichen Boden der trockenen Standorte und nähert sie einigermaßen den Halophyten. Schließlich kann, worauf ich schon im Jahre 1916 hingewiesen habe (20), bei den Xerophyten die hohe Konzentration des Zellsaftes mit der Anhäufung besonderer Schutzstoffe in ihren Zellen verknüpft sein, die das Plasma vor der schädigenden Wirkung der Dürre auf ähnliche Art schützen, wie das Anhäufen des Zuckers es vor der schädigenden Wirkung des Wasserentzuges während des Gefrierens schützt.

Die letzte Deutung findet eine unerwartete Bestätigung in den neuesten Untersuchungen von W. R. Zalensky (21) über die physiologische Wirkung des Höhenrauches oder „trockenen Nebels" auf die Pflanzen. Der Einfluß des trockenen Nebels, wie es diesbezügliche Versuche zeigten, ist auf die Wirkung hoher Temperatur in Vereinigung mit hoher Lufttrockenheit zurückzuführen. Die hohe Temperatur wirkt aber sehr eigenartig auf die Schließzellen der Spaltöffnungen ein: sie ruft nämlich in den Schließzellen Hydrolyse der Stärke hervor, erhöht dadurch ungeheuer den osmotischen Wert in diesen Zellen und führt infolgedessen zu weitem Öffnen des Spaltes, sogar in solchen Fällen, wo die Spaltöffnungen infolge des Welkens der Blätter sich schon geschlossen hatten. Solches Öffnen der Spaltöffnungen in trockener und heißer Luft führt selbstverständlich sehr bald zu völligem Austrocknungstod, und der Schutz der Pflanze durch das Welken tritt vielleicht in keinem anderen Falle so deutlich hervor, wie gerade in solchen Versuchen mit gewaltsam geöffneten Spaltöffnungen.

Weitere Versuche haben gezeigt, daß bei Pflanzen verschiedener ökologischer Typen das Öffnen der Spaltöffnungen unter dem Einflusse hoher Temperatur mit verschiedener Geschwindigkeit vor sich geht; bei den dürreresistenteren Pflanzen (wie bei dem Mais, der Hirse) ist dazu eine viel längere Zeit nötig, als bei weniger dürreresistenten Pflanzen (wie dem Hafer, dem Buchweizen): damit kann vielleicht die höhere Dürreresistenz der ersteren gegenüber den letzteren erklärt werden.

Ich will an dieser Stelle die Frage nach dem Verhalten der Pflanzen verschiedener ökologischer Typen gegenüber dem Welken nicht näher erörtern. Erst jetzt habe ich die Möglichkeit erhalten, diese Frage, die ich in Tiflis in den Jahren 1918/1919 angefangen hatte zu bearbeiten, im Laboratorium für experimentelle Morphologie und Ökologie im Petersburger botanischen Garten weiter zu verfolgen; ich hoffe, sie in einer späteren Abhandlung näher behandeln zu können. Ich will nur ein wichtiges Ergebnis dieser Untersuchungen erwähnen, nämlich daß die dürreresistenten Arten im Gegensatz zu den typischen Mesophyten viel größere Schwankungen ihres Wassergehaltes, ohne zu welken, aufweisen und noch größere in turgorlosem Zustande ertragen. Solche Ergebnisse erlauben mir, die feste Überzeugung auszusprechen, daß, wenn wir uns von der Vorstellung losgesagt haben, daß die Xerophyten trockenheitliebende Pflanzen sind, die beinahe kein Wasser zu ihrer Entwicklung nötig haben, und wenn wir größere Aufmerksamkeit auf das Studium derselben im Zustande des Welkens richten werden, auf das Studium des Zustandes also, in dem sie einen beträchtlichen Teil ihres Lebens während der Trockenperiode zu verbringen gezwungen sind, daß wir alsdann schneller und richtiger zur Lösung des Problems der Dürreresistenz kommen werden, als auf der Suche nach den Anpassungen, die sogar bei reichlichem Wassergehalt des Bodens und der Luft ihre Wasserabgabe herabsetzen sollen.

Petersburg, Botanischer Garten. August 1922.

Zitierte Literatur.

1. Kamerling, Welche Pflanzen sollen wir Xerophyten nennen? Flora, N. F., Bd. 6, 1914.
2. N. A. Maximow, L. G. Badriev und W. A. Simonov, Intensität der Transpiration bei Pflanzen verschiedener ökologischen Typen. Travaux du Jardin Botanique de Tiflis, fasc. 19, 1917, p. 109 (russ.).
3. Geneau de Lamarlière, Recherches physiologiques sur les feuilles développées à l'ombre et au soleil. VI. Transpiration. Revue génér. de Bot., t. IV, 1892.
4. N. A. Maximow und L. N. Kochanowsky, Untersuchungen über die Transpiration der Pflanzen in der subalpinen Zone. Tagebuch des 1. Kongresses russischer Botaniker zu Petrograd, 1921, S. 31 (russ.).
5. W. R. Zalensky, Materialien zur quantitativen Anatomie verschiedener Blätter einer und derselben Pflanze. Mitteil. d. Polytechn. Inst. Kiew, 1904, Buch I (russ.).

6. W. Alexandrov, O. Alexandrov, A. Timofeev, Die Wasserversorgung der Blätter und ihre Struktur. Memoiren der wissensch.-techn. Abteil. d. Botan. Gartens Tiflis, Lief. 2, 1921, S. 85 (russ. mit deutschem Resümee).

7. L. J. Briggs and H. L. Shantz, The water requirement of plants. I. Investigations in the Great Plains in 1910 and 1911. II. A review of the literature. U. S. Dep. of Agr. Bureau of Plant Ind. Bul. N. 284—285. Washington 1913.

8. L. J. Briggs and H. L. Shantz, Relative water requirement of plants. Jour. of agric. Research, vol. 3, N. I, 1914.

9. N. A. Maximow und W. G. Alexandrov, Die Produktivität der Transpiration und Dürreresistenz. Travaux du Jardin Botan. de Tiflis, fasc. 19, 1917, p. 139 (russ.).

10. L. A. Iwanov, Pflanzenphysiologie. Petersburg 1913 (russ).

11. N. Tulaikov, Die Transpirationskoeffizienten der Kulturpflanzen. Russ. Jour. f. experimentelle Landwirtschaft, Bd. 16, 1915, S. 36 (russ).

12. W. Alexandrov, Über die Produktivität der Transpiration. Travaux du Jardin Botan. de Tiflis, Serie II, fasc. 2, 1920 (russ. mit deutschem Resümee).

13. T. Krasnosselsky-Maximow, Die täglichen Schwankungen des Wassergehaltes in den Blättern. Travaux du Jardin Botan. de Tiflis, fasc. 19, 1917, p. 1 (russ.).

14. N. A. Maximow, Zur Frage über den täglichen Gang und Regulierung der Transpiration. Travaux du Jardin Botan. de Tiflis, fasc. 19, 1917, p. 23 (russ.).

15. J. S. Caldwell, The relation of environmental conditions to the phenomenon of permanent wilting in plants. Physiol. Researches, vol. I, N. I, 1913.

16. H. Fitting, Die Wasserversorgung und die osmotischen Druckverhältnisse der Wüstenpflanzen. Zeitschr. f. Bot., Bd. 3, 1911, S. 209.

17. W. Iljin, P. Nasarova, M. Ostrovskaja, Der osmotische Druck der Pflanzen im Zusammenhang mit der Bodenfeuchtigkeit des Standortes. Bull. de l'Académie des Sciences de Petrograde, 1915, p. 749 (russ.).

18. W. Iljin, M. Ostrovskaja et M. Becker, Les limites de la pression osmotique et le xerophytisme. Travaux de la Société des Naturalistes de Petrograde, vol. 46, 1916, p. 117 (russ. mit französischem Resümee).

19. N. Maximow et T. Lominadze, Contributions à l'étude de la pression osmotique chez les plantes. Journal de le Société Botan. de Russie, vol. 1, 1916, p. 116 (russ. mit französischem Resümee).

20. N. Maximow, Recherches sur la transpiration des plantes xérophytes comparées à celles des mesophytes. Jour. de la Soc. Botan. de Russie, vol. 1, 1916, p. 56 (russ. mit französischem Resümee).

21. W. Zalensky, Über die physiologische Wirkung des Höhenrauches auf die Pflanzen. I. Ber. d. Landw. Landes-Versuchsstation zu Saratow, Bd. III, Lief. 1—2, 1921, S. 1 (russ. mit deutschem Resümee).

Inhalt

des vorliegenden 1. Heftes, Band 62.

JAHRBÜCHER

für

wissenschaftliche Botanik

Begründet

von

Professor Dr. N. Pringsheim

herausgegeben

von

H. Fitting,

Professor an der Universität Bonn a. Rh.

Zweiundsechzigster Band. Zweites Heft

Leipzig

Verlag von Gebrüder Borntraeger

1923

Alle Zusendungen für die Redaktion bittet man **von jetzt ab** zu richten an Herrn **Professor Dr. Hans Fitting** in **Bonn a. Rh.,** Poppelsdorfer Schloß.

„Made in Germany"

Inhalt des vorliegenden Heftes.

Ausgegeben im Mai 1923.

Die Jahrbücher für wissenschaftliche Botanik erscheinen in zwanglosen Heften, von denen 4—6 einen Band bilden. Den Abonnenten werden die Hefte zu einem Vorzugspreis geliefert, der sich beim Einzelverkauf um 25 % erhöht.

Das Honorar beträgt 30 Mk. für den Druckbogen. Den Autoren werden 30 Sonderabdrücke kostenfrei geliefert. Auf Wunsch wird bei rechtzeitiger Bestellung eine größere Anzahl von Sonderabzügen hergestellt und nach folgendem Tarif berechnet:

a) bei den ersten 70 Exemplaren über die 30 kostenfreien Sonderabdrucke hinaus für jedes Exemplar geheftet ohne Umschlag pro Druckbogen 12 Pfg.,

b) bei weiteren Exemplaren für jedes Exemplar geheftet ohne Umschlag pro Druckbogen 20 Pfg.

Bei Dissertationen wird kein Honorar gewährt und werden alle Sonderabdrücke über die 30 Freiexemplare hinaus zum Selbstkostenpreise berechnet.

Sofern ein besonderer Umschlag mit Titel gewünscht wird, richtet sich der Preis nach den Gestehungskosten. Zurzeit verlangt die Druckerei für einen solchen Titel 3000 Mk. Hierzu kommen die Kosten für den Buchbinder und das Papier je nach der gewünschten Zahl von Sonderabzügen. — Zusätze, Änderung der Paginierung usw. werden besonders berechnet.

Bei schwarzen oder farbigen Tafeln kann der Preis bis auf weiteres nur von Fall zu Fall festgesetzt werden.

Protoplasma- und Membranquellung bei Plasmolyse.

Untersuchungen an *Bangia fusco-purpurea* und anderen Algen.

Von

Heinrich Walter.

Mit 10 Textfiguren.

Einleitung.

1. Abweichungen von der normalen Plasmolyse.

Plasmolyse, d. h. Ablösung des Plasmas von der Membran beim Übertragen der Zelle in hypertonische Lösung, tritt im wesentlichen nur unter folgenden Bedingungen ein:

1. Die Plasmahaut muß für den gelösten Stoff mehr oder weniger impermeabel sein.
2. Die Membran muß eine gewisse Festigkeit besitzen, so daß sie nicht der Volumverkleinerung des Zellinhalts folgen kann und muß für den gelösten Stoff leicht permeabel sein.
3. Das Plasma muß sich leicht deformieren lassen, d. h. sich dem Flüssigkeitszustande nähern; außerdem darf es im Vergleich zum Zellsafte kein zu großes Volumen einnehmen, da sonst die osmotischen Erscheinungen hinter den Quellungserscheinungen zurücktreten werden.

Diese Bedingungen sind bei einer typischen Pflanzenzelle, wie z. B. bei den Epidermiszellen von *Rhoeo discolor*. am besten erfüllt. Die feste Zellulosemembran besitzt eine geringe Elastizität und verändert nach Entspannung ihre Form nicht mehr; das Plasma bildet im Vergleich zu der großen Zentralvakuole nur einen äußerst geringen Wandbelag und ist während einer kurzen Versuchszeit für

die meisten osmotisch wirksamen Lösungen nicht nennenswert permeabel. Da die meisten Pflanzenzellen diesen Typus zeigen, so ist es verständlich, daß die Abweichungen vom normalen Fall verhältnismäßig wenig untersucht worden sind. Wird aber eine oder mehrere von den oben angeführten Bedingungen nicht erfüllt, so tritt keine typische Plasmolyse ein. Im einzelnen können die Abweichungen natürlich sehr verschieden sein. Einige Beispiele sollen hier angeführt werden:

1. Ist das Plasma ziemlich stark permeabel, so kann wohl zuerst Plasmolyse eintreten, sie geht aber bald zurück, wie es Janse (1888), Drevs (1895) und Kotte (1914) für Meeresalgen und Fischer (1895) für Bakterien zeigten. Bei letzteren scheint es sich allerdings mehr um eine Schädigung durch reine Salzlösungen zu handeln (vgl. Höber, 1922, S. 437). Die Permeabilitätsverhältnisse stehen in letzter Zeit im Vordergrunde des Interesses, ich will aber auf sie nicht näher eingehen.

2. Ist die Membran sehr dünn im Verhältnis zur Größe der Zelle, so kann sie dank der zwischen Membran und Plasma bestehenden Adhäsion dem Zellinhalt folgen und eingestülpt werden, wodurch eine eigentliche Ablösung des Plasmas nicht zustande kommt. Eine andere Möglichkeit besteht in einer Verquellung der Membran, wodurch ebenfalls das innere Zellumen stark verkleinert wird, so daß keine Plasmolyse eintritt oder aber eine solche nur bei sehr starken hypertonischen Lösungen zu beobachten ist, was z. B. Kotte für die Rhodophyceen feststellte. Dasselbe wird auch bei starker elastischer Dehnung der Membran der Fall sein. Über die Semipermeabilität von Zellwänden hat Schröder (1922, S. 172) eine schöne Zusammenstellung gegeben.

3. Gehen wir zur dritten Bedingung über, so finden wir eine Arbeit von Szücs (1913, S. 269), in der er die von Fluri und ihm beobachtete Erscheinung, daß den Aluminiumionen die Fähigkeit zukommt, die Plasmolysierbarkeit der Zellen aufzuheben, auf eine Verfestigung des Plasmas infolge von Fällung zurückführt.

Was nun endlich die relative Menge des Plasmas im Verhältnis zum Zellsaft anbelangt, so müssen wir annehmen, daß das Wasser im Plasma in Form von Quellungswasser enthalten ist. Da aber quellbare Körper das Wasser nach ganz anderen Gesetzen abgeben als osmotisch wirksame Lösungen, so muß sich bei der Plasmolyse eine Abweichung bemerkbar machen und dieses um so mehr, ein je größerer Anteil vom ganzen Zellinhalt auf das

Plasma fällt. Von Pfeffer (1897) ist die Bedeutung der Quellungskräfte theoretisch wiederholt betont worden, ein konkretes Beispiel aus der Pflanzenphysiologie ist mir jedoch nicht bekannt geworden.

In der vorliegenden Arbeit soll nun das Problem der Quellung sowohl des Plasmas wie auch der Membranen genauer besprochen werden. Die einzelnen Fragen sollen an der Hand von Versuchen, die ich während eines kurzen Aufenthaltes auf Helgoland mit *Bangia fusco-purpurea* ausführte, besprochen werden. Die Arbeit wurde im botanischen Institut der Universität Marburg fortgesetzt und in Heidelberg beendet. Allen, die mir bei der Arbeit behilflich waren, insbesondere aber Herrn Professor Jost, sage ich meinen besten Dank.

2. Kurze Übersicht über die vorliegende Arbeit.

Da ich in den folgenden Abschnitten unwillkürlich gezwungen bin, den Text durch zahlreiche Tabellen zu unterbrechen, und ziemlich häufig langwierige Erörterungen, die zum Teil auf kolloidchemisches Gebiet überführen, einschalten muß, wodurch natürlich die Übersichtlichkeit der Arbeit stark leidet, so erschien es mir zweckmäßig, schon hier kurz die leitenden Gedankengänge herauszugreifen und die Versuchsergebnisse vorwegzunehmen. Dadurch erübrigt sich auch eine Zusammenfassung der Resultate am Ende der Arbeit.

Einige Versuche mit *Bangia*-Fäden zeigten, daß diese Alge in zweierlei Hinsicht Abweichungen von der normalen Plasmolyse aufweist. Beim Übertragen der Fäden aus Meerwasser, das ungefähr einer 3proz. Kochsalzlösung entspricht, in immer stärkere Konzentrationen bis zur gesättigten NaCl-Lösung (etwa 27 %), konnte festgestellt werden, daß 1. der Zellinhalt, der vollkommen intakt bleibt, nur relativ geringe Volumverminderung aufweist und 2. daß ein Ablösen des Zellinhalts von der Membran nicht stattfindet, sondern die inneren quellungsfähigen Membranteile entsprechend der Volumverkleinerung des Zellinhaltes immer mehr aufquellen, so daß das Volumen des ganzen Fadens sich nicht wesentlich ändert. Diese zwei Abweichungen werden gesondert besprochen und eine Erklärung für dieselben gesucht. Dementsprechend zerfällt auch die Arbeit in zwei Teile.

I. Teil Protoplasmaquellung: Im normalen Fall gilt für plasmolysierte Zellen das sog. Proportionalitätsgesetz, d. h. das

Volumen des Zellinhaltes wird sich umgekehrt proportional der Konzentration der Außenlösung verändern (Höfler), bei *Bangia* dagegen entspricht einer Konzentrationserhöhung der Außenlösung um etwa das neunfache (von Meerwasser = 3 % bis zur gesättigten NaCl-Lösung = 27 %) nur eine Volumverminderung des Zellinhaltes um das 2,5fache. Diese außerordentlich starke Abweichung kann nur durch den Plasmareichtum der Zellen erklärt werden, da andere Faktoren, wie Permeabilität, Adhäsion usw., nicht in Frage kommen. Nimmt man mit Höfler an, daß der plasmatische Anteil des Zellinhaltes während der Plasmolyse sein Volumen überhaupt nicht ändert, so kann man unter Zugrundelegung der beobachteten Volumveränderungen das Verhältnis zwischen dem plasmatischen Anteil und demjenigen des Zellsaftes berechnen. Die Zahlen würden im Meerwasser ein Verhältnis von 3 : 7 ergeben. Da aber, dem mikroskopischen Aussehen nach zu urteilen, die Zellen sehr viel plasmareicher zu sein scheinen, die Annahme von Höfler auch jeder experimentellen Grundlage entbehrt, so mußte diese Frage durch experimentelle Untersuchungen entschieden werden. Die Annahme, daß das Quellungswasser so stark vom Quellkörper gebunden wird, daß es praktisch nur unter ganz extremen Bedingungen gelingt, eine Entquellung hervorzurufen (hoher Druck, Hitze, Trockenheit), ist noch in den weitesten Kreisen verbreitet, obgleich sie nicht den Tatsachen entspricht.

Katz hat die Abhängigkeit des Quellungsgrades von der relativen Dampfspannung bei den verschiedensten einfachen Quellkörpern genau untersucht. Aus seinen Kurven läßt sich berechnen, daß der größte Teil des Quellwassers äußerst leicht abgegeben wird und nur ein geringer Rest fester gebunden ist. So genügt schon eine Verminderung der relativen Dampfspannung von 1 auf 0,96, um eine Wasserabgabe von bei Nuklein = 60 %, bei Kasein = 70 %, bei Stärke = 60 % und Gelatine sogar 85 % der im Quellungsmaximum aufgenommenen Wassermenge zu erzielen. Die Übertragung einer Zelle aus reinem Wasser in Meerwasser entspricht aber einer Verminderung der relativen Dampfspannung von 1 auf etwa 0,98 und das weitere Hinzufügen von gesättigter NaCl-Lösung sogar einer solchen auf 0,759. Nehmen wir also an, daß die Quellungsverhältnisse im Protoplasten nicht anders liegen als bei den einfachen Quellkörpern, wie Nuklein oder Gelatine, so sehen wir, daß von einer Volumkonstanz des Protoplasten bei Plasmolyse nicht die Rede sein kann.

Es galt nun durch direkte Messungen des Plasmavolumens in verschiedenen Lösungen den Quellungskoeffizienten oder die Quellungskurve für den lebenden Protoplasten zu finden. Da die plasmareichen Meristemzellen dank ihrer Kleinheit und unregelmäßigen Form eine genaue Messung in drei Dimensionen nicht zulassen, so wurde anfangs ein indirekter Weg eingeschlagen. Eine kurze Notiz von Lepeschkin, nach der der Zellinhalt einer *Spirogyra*-Zelle nicht genau dem Proportionalitätsgesetz folgen soll, bewog mich, diese Abweichungen in verschiedenen Konzentrationen möglichst genau zu messen, um zu sehen, ob man nicht schon daraus einen Schluß zugunsten der Volumkonstanz oder der Volumänderung des Protoplasten bei Plasmolyse ziehen kann. Im ganzen gelang es an 42 Zellen von *Spirogyra* die Volumverhältnisse des plasmolysierten Zellinhaltes in verschieden konzentrierten Rohrzuckerlösungen mit genügender Genauigkeit zu messen. Es zeigte sich im Mittel eine deutliche Abweichung vom Proportionalitätsgesetz, so z. B. verhielten sich in einem Falle die Volumina in $^1/_2$ m, $^2/_3$ m und m Rohrzuckerlösungen wie 1,78 : 1,38 : 1,00 anstatt wie 2,00 : 1,50 : 1,00, wie es nach dem Proportionalitätsgesetz zu erwarten wäre. Jedoch waren die Zellen zu plasmaarm und die ohne Schädigung der Zellen mögliche Konzentrationsveränderung der Außenlösung an zu enge Grenzen gebunden, um eine sichere Entscheidung zugunsten oder ungunsten der Volumkonstanz des Protoplasmas zu fällen. Nach einigen anderen mißlungenen Versuchen wurde schließlich in den gänzlich unvakuolisierten Zellen der sporogenen Fäden von *Lemanea* ein geeignetes Objekt gefunden.

Bleibt das Volumen des Protoplasten bei Plasmolyse in verschiedenen Rohrzuckerlösungen konstant, so muß sich bei einer unvakuolisierten Zelle überhaupt nichts ändern. Dieses traf nun für die *Lemanea*-Zellen keineswegs zu, vielmehr hatten wir in reinem Wasser, $^1/_2$ m, m, 1,5 m und gesättigter Rohrzuckerlösung ein Verhältnis der Volumina des Zellinhaltes gleich 1,39 : 1,24 : 1,00 : 0,73 : 0,68. Trägt man diese Werte graphisch auf, indem man die relativen Dampfspannungen der entsprechenden Lösungen gleich 1,00, 0,990, 0,974, 0,952 und 0,850 setzt, so bekommt man die Quellungskurve des Protoplasmas, die man mit den entsprechenden Kurven von Nuklein, Kasein, Stärke und Gelatine vergleichen kann. Es zeigt sich überraschenderweise, daß die Kurven qualitativ eine bis ins einzelne gehende Übereinstimmung zeigen, quantitativ kommt die Protoplasmakurve dem Mittel aus den Kurven der vier anderen Quellkörper äußerst nahe.

Die Volumveränderungen des Plasmas betragen für Lösungen mit einer relativen Dampfspannung von 1,00 bis 0,96 etwa 10—12 % bei einer Veränderung der relativen Dampfspannung um etwa 0,01, was einer Erhöhung resp. Verminderung des osmotischen Druckes um etwa 10 Atmosphären entspricht. Diese Veränderung ist relativ so beträchtlich, daß sie bei plasmareichen Zellen nicht ohne weiteres vernachlässigt werden kann. Bei einer geringeren Dampfspannung der Lösung als 0,96 dagegen werden die Volumveränderungen etwa 10mal geringer sein. Hier wird man also schon eher von einer Volumkonstanz reden können. Legt man diese Zahlen den Verhältnissen bei *Spirogyra* und *Bangia* zugrunde, so bekommt man für den protoplasmatischen Anteil des Zellinhaltes Zahlen, die mit dem mikroskopischen Aussehen gut übereinstimmen.

Das wichtigste Ergebnis dieser Untersuchungen sehe ich in dem Nachweis, daß zwischen den Quellungserscheinungen in lebenden Protoplasten und denjenigen einfacher unorganisierter Körper kein prinzipieller Unterschied, ja man kann sagen, fast vollkommene Übereinstimmung herrscht.

Bei den plasmolytischen Versuchen wurden auch einige Beobachtungen über die Permeabilitätsverhältnisse und Quellungserscheinungen in Salzlösungen gemacht, die aber nicht systematisch verfolgt wurden und daher nur kurz zusammengestellt worden sind.

II. Teil Membranquellung: Wie bereits erwähnt, quellen bei den Plasmolyseversuchen mit *Bangia* bei jeder Volumabnahme des Zellinhaltes die inneren Membranschichten sofort auf, so daß es zu keinem Ablösen des Protoplasmas von der Membran kommt. Es zeigte sich, daß diese Aufquellung, wie es bereits Kotte für eine Reihe von Meeresalgen festgestellt hat, nur auf einer Abnahme des Turgordruckes beruht. Bei normalen lebenden Zellen herrscht immer zwischen dem Quellungsdruck der Membran und dem Turgordruck des Zellinhaltes ein bestimmtes Gleichgewicht. Wird durch Veränderung der Außenkonzentration der Turgor in einer oder der anderen Richtung verändert, so wird das eine entsprechende Auf- oder Entquellung der Membran zur Folge haben. Außer dieser sekundären Wirkung müssen aber die Salze auch einen direkten Einfluß auf den Quellungszustand der Membran ausüben. Die Salze können von außen leicht in die Membrangallerte hineindiffundieren, und es ist schon lange bekannt, daß

dadurch der Quellungszustand in hohem Maße verändert werden kann. An unorganisierten Quellkörpern sind zahlreiche entsprechende Versuche mit Gelatine ausgeführt worden, die zeigten, daß die Wirkung der Salze in erster Linie von den Anionen abhängt, die sich in der bekannten lyotropen Reihe anordnen. Kotte hat nun den Einfluß von Elektrolyten auf die Quellung der *Chaetomorpha*-Membran eingehend untersucht und kam dabei zu Resultaten, die stark von den bei Gelatine gefundenen abwichen. Zwar blieb die lyotrope Reihe erhalten, die Wirkung der Salze war aber doch prinzipiell verschieden. Diese schlechte Übereinstimmung führt Kotte zum größten Teil darauf zurück, daß wir es bei der *Chaetomorpha*-Membran mit einem kompliziert gebauten Gebilde zu tun haben, während Gelatine ein einfacher homogener Quellkörper ist. Wäre diese Annahme berechtigt, so wären auch der Anwendung von kolloidchemischen Ergebnissen auf physiologischem Gebiet sehr enge Grenzen gesetzt. Mir schien es von vornherein wahrscheinlicher, daß es sich weniger um Unterschiede handelt, die durch den morphologischen Bau bedingt sind, als um solche, die durch die verschiedene chemische Konstitution hervorgerufen werden, da ja Gelatine ein Kolloidampholyt ist, was man für die Membranstoffe wohl kaum annehmen kann. Der chemischen Konstitution nach wird Agar-Agar der *Chaetomorpha*-Membran viel näher stehen, und mit diesem müßten die Versuche von Kotte in erster Linie verglichen werden. Da ich aber in der kolloidchemischen Literatur nur ungenügende Angaben über die Neutralsalzwirkung auf die Quellung von Agar-Agar fand, so blieb mir nichts übrig, als die Versuche selbst auszuführen.

Zur Orientierung wurden zuerst einige Vorversuche über die Beeinflussung der Erstarrungs- resp. Erweichungstemperatur ausgeführt. Da sich schon hier weitgehende Unterschiede der Gelatine gegenüber bemerkbar machten, so ging ich zu den eigentlichen Quellungsversuchen über. Der gemachten Annahme entsprechend stellte es sich heraus, daß die Quellungserscheinungen bei Agar fast vollkommen mit den Befunden von Kotte übereinstimmen, abgesehen von einigen kleinen Differenzen. Nur das Verhalten Säure gegenüber ist ein anderes. Da wir aber über die Chemie der Algenmembran noch zu wenig unterrichtet sind, so kann das auch auf geringen chemischen Differenzen beruhen. Im allgemeinen zeigen die mikrochemischen Reaktionen, daß die *Bangia*-Membran, wie auch die quellungsfähigen Membranschichten der

meisten Rhodophyceen und wahrscheinlich auch die *Chaetomorpha*-Membran, zur Gruppe der sogenannten Pektinstoffe gehören.

Überblicken wir nochmals kurz den Mechanismus der *Bangia*-Zelle, so sehen wir, daß wir es mit einem komplizierten Gleichgewicht zwischen dem osmotischen Druck der Außenlösung und dem Quellungsdruck der Membranschichten einerseits, dem Quellungsdruck des Protoplasmas und dem osmotischen Druck des Zellsaftes andererseits zu tun haben. Letztere zwei bedingen den Turgordruck. Die immer wieder auftauchende Behauptung, daß der Turgordruck teilweise durch den osmotischen Druck des Zellsaftes und teilweise durch den Quellungsdruck des Protoplasmas bedingt wird, ist falsch. Vielmehr ist der Turgordruck zahlenmäßig gleich dem Quellungsdruck des Protoplasmas allein und ebenso gleich dem osmotischen Druck des Zellsaftes, ob wir nun viel oder wenig Plasma in der Zelle haben, ob nun die Vakuole groß oder klein ist. Die Veränderung irgend einer von den genannten Größen stört sofort das gesamte Gleichgewicht in der Zelle, es treten Volumveränderungen der einzelnen Zellteile ein, bis ein neues Gleichgewicht zustande kommt. Ähnliche Betrachtungen zeigen, daß der Quellungsdruck und osmotische Druck von beliebigen Körpern oder Lösungen, die aber dieselbe relative Dampfspannung besitzen, immer gleich sind, d. h. wollen wir die Werte für den osmotischen Druck und den Quellungsdruck als Funktion der relativen Dampfspannung graphisch darstellen, so werden die so erhaltenen Kurven identisch sein.

3. Versuche mit *Bangia fusco-purpurea*.

Bangia fusco-purpurea gehört zu der kleinen Gruppe der Bangiales, die meist in die Nähe der Rhodophyceen gestellt werden. Es ist eine weitverbreitete, über dem Flutniveau in der Spritzregion an Felsen, Steinen und Balken lebende Alge. Sie bildet in ihrer Jugend einreihige Fäden. Alle Zellen bis auf die basalen, die sich zu Rhizoiden umbilden, sind teilungsfähig, doch soll nach Berthold (1882, S. 2) die Wachstumsintensität gegen die Spitze zu etwas intensiver sein. Hier treten auch zuerst die Längswände auf, wodurch der Faden auf dem Querschnitte vielzellig wird. Die basalen Teile bleiben sehr lange einreihig und erlauben eine bessere Übersicht, deshalb wurden ausschließlich solche Zellen zu den Versuchen benützt. Da man an einem Präparate aber alle Stadien

von ganz jungen Keimlingen bis zu alten in Sporenbildung befindlichen Fäden hat, so konnte festgestellt werden, daß sie sich auch nicht anders verhielten.

Bei einem einreihigen Faden kann man außen eine fortlaufende Kutikula unterscheiden. Die darauf folgende Zellmembran besteht aus einer festeren äußeren, parallel zur Kutikula geschichteten und aus einer inneren, stark quellbaren Partie. Letztere zeigt ebenfalls eine deutliche Schichtung, sie verläuft aber konzentrisch um den Zellinhalt jeder einzelnen Zelle. Ist erst vor kurzem eine Teilung vor sich gegangen, so verlaufen die Schichten noch um die Protoplasten beider Tochterzellen gemeinsam, sehr bald aber fängt eine jede an, ihre eigenen Schichten zu bilden. Der Zellinhalt hat die Form von kurzen Zylinderstücken. Bei ganz jungen Fäden ist die Länge des Zylinders noch größer als der Durchmesser oder ihm gleich. Bei älteren Fäden werden die Zellen stark abgeplattet, so daß sie nur noch kurze Scheiben darstellen. Der Protoplast ist undurchsichtig und zeigt den für *Bangia* charakteristischen Chromatophoren, dessen Färbung stark variieren kann.

Legt man einen solchen Faden in NaCl-Lösungen steigender Konzentration, so kann man kein der Grenzplasmolyse analoges Stadium beobachten. Der Zellinhalt schrumpft mit steigender Konzentration immer mehr zusammen und erreicht in gesättigter NaCl-Lösung sein kleinstes Volumen. Zu einer Ablösung von der Zellmembran kommt es aber nicht; denn die inneren Membranschichten quellen entsprechend auf, so daß sich kein Hohlraum bildet. Nur in einem einzigen Falle konnte ein unregelmäßigeres, an Plasmolyse erinnerndes Schrumpfen beobachtet werden. Der Protoplast nimmt in gesättigter NaCl-Lösung ein homogenes Aussehen an, nur die Umrisse des Chromatophoren sind undeutlich zu sehen. In Meerwasser zurückversetzt, nehmen die Zellen wieder vollkommen ihre normale Gestalt an. Legt man die Fäden in eine schwächere Lösung, im extremen Falle in Regenwasser, so schwillt der Zellinhalt rasch an. In der Zelle treten große, zwischen den Fortsätzen des Chromatophoren gelegene Vakuolen auf. Die Zellmembran wird zusammengepreßt und ist nur noch als dünner Saum sichtbar. Die Zellen legen sich dicht aneinander und platten sich gegenseitig ab, was besonders deutlich in den älteren vielzelligen Teilen der Fäden sichtbar ist. In der Basalregion verändern sich die ausgewachsenen Rhizoidzellen nicht, weder beim Übertragen in gesättigte NaCl-Lösung noch in Regenwasser, dagegen schwellen

in letzterem die im Auswachsen begriffenen Zellen und auch die jungen Rhizoiden stark an.

Der Gesamtdurchmesser der Fäden ändert sich sehr wenig, so z. B. betrug er in gesättigter NaCl-Lösung 12 Skalenteile, in Regenwasser dagegen 13 Skalenteile des Okularmikrometers. Die Volumvergrößerung des Zellinhaltes wird also hauptsächlich durch die Nachgiebigkeit der inneren Membranschichten ermöglicht. Die Kutikula scheint dagegen eine größere Festigkeit zu besitzen und gibt selbst dem in Regenwasser herrschenden Drucke kaum nach.

Einige Zahlenangaben sollen die Volumveränderungen des Zellinhaltes veranschaulichen. Da die Zellen die Form von kurzen Zylindern haben, die bei jungen Fäden ebenso lang wie ihr Durchmesser, bei älteren dagegen stark abgeplattet sind und da die Form sich in gesättigter NaCl-Lösung und in Regenwasser nicht wesentlich ändert, so werden sich die Volumina wie die Produkte aus der Länge und dem Quadrat des Durchmessers verhalten. Die Werte sind in Skalenteilen des Okularmikrometers gegeben. Die Reihenfolge, in der die Lösungen einwirkten, war gleichgültig.

Tabelle I.

Außenlösung	Versuch I		Versuch II		Versuch III		Mittelwert der Verhältniszahlen
	Volumen des Zellinhaltes	Verhältnis	Volumen des Zellinhaltes	Verhältnis	Volumen des Zellinhaltes	Verhältnis	
Gesättigte NaCl-Lösung . . .	$6{,}0^2 \times 3{,}5$	1,0	$4{,}25^2 \times 3{,}5$	1,0	$4{,}25^2 \times 4{,}0$	1,0	1,0
Meereswasser .	$8{,}5^2 \times 4{,}5$	2,6	$6{,}0^2 \times 4{,}0$	2,3	$6{,}0^2 \times 5{,}0$	2,5	2,5
Regenwasser . .	$10{,}5^2 \times 5{,}5$	4,8	$6{,}5^2 \times 4{,}5$	3,0	$7{,}0^2 \times 6{,}0$	4,1	4,0

Die Salzkonzentration des Meerwassers beträgt bei Helgoland im Jahresmittel nach Oltmanns (1892, S. 381) 3,3 % (Maximum etwa 3,5—3,71; Minimum etwa 2,49 %); gesättigte NaCl-Lösung enthält bei 20° 35,8 g Salz auf 100 g Wasser (eine etwa 27proz. Lösung). Da das Meersalz zum größten Teile aus NaCl besteht, so sehen wir, daß einer Erhöhung der Konzentration um etwa das Acht- bis Neunfache nur eine verhältnismäßig geringe Volumabnahme des Zellinhaltes entspricht.

Übertragen wir den Faden aus Meerwasser in Regenwasser, so wird die Konzentration im Außenmedium praktisch gleich Null. Wiederum ist aber die Volumzunahme des Zellinhaltes nur äußerst

gering, was in diesem Falle durch die große Festigkeit der äußeren Membranschichten und der Kutikula, die dem gesteigerten Turgordruck widerstehen, verursacht wird. Vergleichen wir das Verhalten der *Bangia*-Zelle mit dem normalen Fall bei typischen Pflanzenzellen, so sehen wir in zweierlei Hinsicht bedeutende Abweichungen: 1. ist die Volumverringerung des Zellinhaltes bei Konzentrationssteigerungen zu gering, 2. entspricht jeder Volumverringerung des Zellinhaltes ein entsprechendes Aufquellen der Zellmembran, wodurch es zu keiner Ablösung des Plasmas, d. h. zu keiner Plasmolyse kommt.

Zur Besprechung von diesen zwei Fragen wollen wir uns nun wenden.

I. Teil.

Protoplasmaquellung.

1. Volumveränderungen des Zellinhaltes bei Plasmolyse.

Da es sich bei der Plasmolyse meist um rein osmotische Vorgänge handelt, so muß das Volumen des plasmolysierten Zellinhaltes immer umgekehrt proportional der Konzentration der Außenlösung sein. Hat der Zellinhalt in einer hypertonischen Lösung von der Konzentration C_1 ein Volumen V_1 angenommen, so wird er bei Veränderung der Konzentration auf C_2 ein Volumen V_2 annehmen, wobei $\frac{C_1}{C_2} = \frac{V_2}{V_1}$ ist. Auf diesem Prinzip beruht die von Höfler (1918) ausgearbeitete plasmolytisch-volumetrische Methode zur Bestimmung des osmotischen Wertes von Pflanzenzellen, und es ist ihm gelungen zu zeigen, daß tatsächlich diese Proportionalität für Pflanzenzellen mit großer Zentralvakuole zutrifft. Abweichungen von diesem Proportionalitätsgesetz, wie sie die *Bangia*-Zelle in so starkem Maße zeigt, können auf verschiedenen Ursachen beruhen:

1. Ist die Plasmahaut nicht vollkommen semipermeabel, so wird ein Konzentrationsausgleich zwischen Zellsaft und Außenlösung teilweise durch das Hineindiffundieren des gelösten Stoffes zustande kommen. Die Volumverkleinerung wird in diesem Falle geringer als erwartet sein. Lepeschkin (1909a, S. 129) hat aus solchen Volummessungen den Permeabilitätskoeffizienten berechnet. Da Janse und Drevs für Meeresalgen eine große Permeabilität fanden, so lag es nahe, dasselbe auch für *Bangia* anzunehmen. Jedoch

zeigte sich in konzentrierter Kochsalzlösung selbst nach Tagen keine Veränderung, während bei Permeabilität oder, was auf dasselbe herauskommt, bei Neubildung osmotischer Substanzen im Zellsaft die eingetretene Volumverminderung oder Plasmolyse wieder rückgängig werden müßte.

2. Adhäsion des Protoplasten an der Membran kann nur bei grenzplasmolytischen Versuchen eine Fehlerquelle sein, indem man einen etwas zu hohen Wert bekommt. Daß die Adhäsion einen so hohen Wert erreicht, daß in der Zelle sozusagen ein negativer Turgordruck entsteht, ist nicht bekannt[1]); auch gelang es bei *Bangia* ohne große Schwierigkeiten, den Zellinhalt aus der gallertigen Membran herauszupressen, ohne daß Membranfetzen an der Oberfläche hängen blieben.

3. Ein anderer Einwand erscheint auf den ersten Blick einleuchtender. Das Proportionalitätsgesetz gilt nur in dem Falle, wenn der Zellinhalt ungehindert durch die Membran sein Volumen vergrößern kann, was in plasmolysiertem Zustande tatsächlich der Fall ist. Nun wird aber bei *Bangia* nur in gesättigter NaCl-Lösung von den quellbaren Schichten der Membran kein Druck auf den Zellinhalt ausgeübt, denn sie haben ihr Quellungsmaximum erreicht und quellen auch nach völliger Entfernung des Zellinhaltes nicht weiter auf. Der Zustand der *Bangia*-Zelle in gesättigter NaCl-Lösung entspricht also demjenigen typischer Pflanzenzellen, bei dem durch Übertragen in Salzlösung wohl eine völlige Entspannung der Membran, aber noch kein Ablösen des Protoplasten eingetreten ist — also ungefähr der Grenzplasmolyse. Jede Volumvergrößerung des Zellinhaltes von *Bangia* beim Übertragen in schwächere Lösungen kann also nur unter Zusammenpressen der Membranschichten und Überwindung des Quellungsdruckes der letzteren vor sich gehen. Dadurch könnten die zu geringen Volumunterschiede des Zellinhaltes in Meerwasser und in gesättigter NaCl-Lösung verständlich werden. Aber auch diese Erklärung genügt nicht, sobald man zu Zahlen greift. Da in gesättigter NaCl-Lösung kein Druck auf den Zellinhalt ausgeübt wird, so muß der osmotische Wert des Zellsaftes gleich demjenigen einer gesättigten NaCl-Lösung sein. Beim Übertragen in Meerwasser nimmt das Volumen um das 2,5-

1) Das gilt natürlich nur für plasmolytische Versuche in Lösungen. Beim Schrumpfeln dagegen verhindert die Adhäsion eine Ablösung des Plasmas meist vollkommen (vgl. Steinbrinck, Biol. Centralbl., **26**, 657, 1906 und Holle, Flora, **108**, 73, 1915).

fache zu. Die Konzentration des Zellsaftes muß dabei nach der üblichen Rechnung um das 2,5fache abnehmen, also einer $^2/_5$ gesättigten NaCl-Lösung entsprechen. Solch eine Lösung würde gegenüber Wasser einen osmotischen Druck von $^2/_5 \cdot 368$ Atmosphären erzeugen [Renner (1915, S. 662) gibt den osmotischen Druck einer gesättigten NaCl-Lösung gleich 368 Atm. an]. Da wir aber außen nicht reines Wasser, sondern Meerwasser haben und dieses gegenüber ersterem einen osmotischen Druck von etwa 20 Atm. erzeugt, so müßte der Überdruck des Zellinhaltes, also auch der Turgordruck mindestens $^2/_5 \cdot 368 - 20$, also über 120 Atm. betragen. Das sind natürlich ganz phantastische Zahlen; denn schneidet man einen Faden im Meerwasser an, so wird nur ganz wenig Gallerte aus der Wunde hervorgepreßt und die dem Schnittrande am nächsten liegende Zelle nur etwas vorgeschoben — ein Zeichen, daß der Druck innerhalb des Fadens nur gering sein kann.

4. Schließlich sei noch erwähnt, daß Drevs (a. a. O., S. 106) bei Besprechung seiner Versuche mit Rhodophyceen die Möglichkeit erwähnt, daß die aufquellende Membran undurchlässig für die Salze wird. Nun haben aber die Versuche von Voigtländer (1889, S. 316), Nell (1905, S. 323), Fürth und Bubanowicz (1918, S. 265) ergeben, daß die Diffusion von Salzen in Gallerte nicht wesentlich von derjenigen in Wasser abweicht. Erst bei höheren Konzentrationen des quellbaren Körpers kommen Abweichungen vor [vgl. auch Höber (a. a. O., S. 289), Bechhold und Ziegler (1906, S. 105)]. Es ist anzunehmen, daß die Algenmembranen sich nicht wesentlich anders verhalten werden, wie z. B. Agargallerte. Ein Aufquellen der Membran müßte also die Durchlässigkeit nicht herabsetzen, sondern tatsächlich erhöhen. Zudem müßte bei schwerer Durchlässigkeit der Membran eine langsam mit der Zeit fortschreitende Schrumpfung zu beobachten sein, während bei *Bangia* der Endzustand sich fast augenblicklich einstellt. Jodlösung und wässerige Farbstoffe drangen auch sehr leicht in die Zelle ein. Starke Entquellung dagegen kann die Membran tatsächlich undurchlässig machen. Schon Berthold (a. a. O., S. 7) gibt für *Bangia* an, und ich konnte dasselbe auch für *Porphyra* bestätigen, daß sie gegen absoluten Alkohol sehr widerstandsfähig ist, dagegen von wässerigem sehr bald getötet wird. Beobachtet man die Alkoholschrumpfung unter dem Mikroskop, so sieht man, daß in Alk. abs. vollkommene Entquellung der Membranen und starke Schrumpfung

des Thallus eintritt, wobei er sich häufig in Falten legt. Bei *Porphyra* platten sich die Zellen sogar gegenseitig ab, verändern sich aber nicht weiter. In 50proz. Alkohol dagegen bleiben die Membranen unverändert, der Zellinhalt aber verfärbt sich und stirbt bald ab. Auch Reinke (1879, S. 88) gibt an, daß Erbsen in einer Lösung von Jod in Alk. abs. keine Färbung der Stärke zeigen, dagegen genügt Wasserzusatz, um sie sofort hervorzurufen. Auch Lesage (Bot. Gazette, 65, S. 485) fand, daß Samen von *Lepidium* in Alk. abs. 4 Jahre und 7 Monate am Leben bleiben, in 94proz. Alkohol — 2—3 Monate, in 75proz. — 20 Stunden, in 33proz. nur 2 Stunden. In geringeren Konzentrationen nimmt dann die Giftigkeit wieder ab, so sterben sie in 8proz. erst nach 4 Tagen und in 5proz. Alkohol erst nach 16 Tagen ab.

5. Wenn aber auch die Diffusion der Salze nicht wesentlich vermindert ist, so wäre es doch möglich, daß die Salze in der Gallerte weniger löslich sind und deshalb in geringerer Konzentration auf das Plasma einwirken werden. So ist schon ein sehr alter Versuch von Ludwig bekannt, der darauf hinweist. Hängt man eine gut getrocknete Tierblase in konzentrierte Kochsalzlösung, so kristallisiert reichlich Salz aus. Die Blase nimmt also nur eine verdünnte Lösung auf. Dasselbe fand Reinke (a. a. O. S. 87—96) für Erbsen in Salzlösungen und Alkohol, auch Bütschli (1896, S. 42) gibt an, daß trockene Gelatine aus einer 26,8proz. NaCl-Lösung nur 13,4 % aufnimmt. Aber auch dieser Einwand kommt praktisch nicht in Frage. Eine so bedeutende Löslichkeitsverminderung kommt nur für sehr wasserarme Gallerte in Frage, für wasserreichere fand dagegen Hofmeister (1891, S. 210), daß für NaCl kein wesentlicher Unterschied zwischen der Konzentration der Außenlösung und der von Gelatine imbibierten besteht. Für Rohrzucker fand Spiro (1904, S. 279) bei einer Konzentration der Außenlösung von 25 resp. 50 % die Konzentration der imbibierten Lösung (ebenfalls für Gelatine) gleich 20 resp. 39 %. Es sei dabei erwähnt, daß NaCl quellungsfördernd auf die Gelatine wirkt, Rohrzucker dagegen in höheren Konzentrationen stark entquellend.

Ein ganz grober Versuch zeigte, daß in Agargallerte die Löslichkeit von NaCl etwas herabgesetzt ist, aber bei weitem nicht genügend, um die geringe Volumverminderung zu erklären.

Versuch: In Reagenzgläser kamen 20 cm^3 bei 100 °C verflüssigter 3proz. Agargallerte resp. destilliertes Wasser von derselben Temperatur. Zu den einzelnen Proben wurde pulverisiertes NaCl zugesetzt, angefangen von 4 g immer um je 1 g steigend.

Während sich in Wasser noch 7 g lösten, schien die 3proz. Agarlösung schon bei 5 g für NaCl gesättigt zu sein.

Es bleibt also nach dem vorher Gesagten nur eine Annahme, daß das Proportionalitätsgesetz für *Bangia* nicht gilt. Höfler (a. a. O., S. 16) betont in seiner Arbeit ausdrücklich, daß Abweichungen vom Proportionalitätsgesetz möglich sind und sie „proportional 1. dem Volumanteil des Protoplasmas am Zellraum und 2. der osmotischen Konzentrationsdifferenz zwischen Plasmolytikum und Zellsaft“ sein werden, allerdings bei der Annahme, daß das Volumen des Plasmas sich überhaupt nicht ändert.

Bei *Bangia* muß der größte Teil des Zellinhaltes aus dem Protoplasten bestehen. Der Zellsaft kann nur den Zwischenraum zwischen dem plasmatischen Wandbelag und dem großen zentralen Chromatophoren einnehmen. Nehmen wir mit Höfler eine Konstanz des Plasmavolumens an, so läßt sich aus dem Verhältnis der Konzentration 1 : 9 und der Gesamtvolumina des Zellinhaltes 2,5 : 1 (s. Tab. I) der Anteil des Protoplasten am Zellinhalt leicht berechnen, wenn man den Turgordruck unberücksichtigt läßt. Bezeichnen wir diesen Anteil in gesättigter NaCl-Lösung mit x, dann muß $\frac{2{,}5 - x}{1 - x} = \frac{9}{1}$ sein, woraus $2{,}5 - x = 9 - 9x$; $8x = 6{,}5$ und x ungefähr gleich 0,8 ist. In gesättigter NaCl-Lösung müßte also der Protoplast 0,8 des Zellinhaltes und der Zellsaft 0,2 ausmachen; in Meerwasser dagegen der Protoplast $\frac{0{,}8}{2{,}5} = 0{,}32$ und der Zellsaft 0,68. Die Zahlen für den Protoplasmaanteil scheinen nach dem mikroskopischen Aussehen zu urteilen zu gering auszufallen. Es fragt sich aber, ob die Annahme Höflers (a. a. O., S. 17), daß „der Quellungszustand des Protoplasmas bei der Plasmolyse (zumindest so lange der Protoplast intakt ist) keine, auch gar keine Änderung erfährt“, auch tatsächlich zutrifft. Höfler erwähnt selbst, daß ihm brauchbare Proportionalitätsversuche mit plasmareichen Zellen nicht zur Verfügung stehen. Er verweist dabei auf Lepeschkin, der gefunden hat, „daß die Koagulationstemperatur der Plasmamembran von der Plasmolysestärke unabhängig ist, was darauf hinweist, daß die Plasmolyse von keiner Entwässerung der Eiweißkörper der Plasmamembran begleitet wird“ (1910, S. 102). An einer anderen Stelle führt Lepeschkin noch zur Bekräftigung dieser seiner Ansicht an, daß Gelatine, Stärke, Fasern usw. ebenfalls durch gebräuchliche plasmolytische Lösungen nicht entwässert werden (a. a. O.,

S. 384). Dieser Vergleich ist von vornherein unzulässig, da in ersterem Falle das Plasma von der Lösung durch eine semipermeable Membran getrennt ist, während im zweiten die gelösten Stoffe leicht in den Quellkörper herein diffundieren können.

2. Allgemeines über Quellung.

Unter Quellung versteht man die Aufnahme von Wasser durch feste Körper, die mit einer Volumzunahme verbunden ist, wobei die Homogenität des Körpers nicht verloren geht. Die Quellung kann begrenzt sein, wenn die Wasseraufnahme ein Maximum — das sog. Quellungsmaximum — erreicht, oder unbegrenzt, wenn der quellbare Körper kontinuierlich in Lösung geht. Da die Quellungseigenschaften vom Alter und der Vorgeschichte des Körpers abhängen, auch durch die Hysteresis stark kompliziert werden, so blieben die Quellungsgesetze lange Zeit äußerst verwickelt und unübersichtlich. Es ist das Verdienst von Katz (1918), durch Anwendung von möglichst homogenen Körpern und einfachen Versuchsbedingungen gezeigt zu haben, daß alle quellungsfähigen Körper unabhängig von ihrer organischen oder anorganischen chemischen Zusammensetzung und ihrer kristallinen oder amorphen Natur sich im wesentlichen vollkommen analog verhalten.

Von allen von Katz untersuchten Körpern will ich hier vier anführen, die ihrer chemischen Natur nach dem Protoplasten oder seinen Einschlüssen am nächsten stehen: das sind Nuklein, Kasein, Stärke und Gelatine. Die Wahl ist ziemlich willkürlich getroffen. Nuklein und Kasein wurden genommen, weil das Protoplasma aller Wahrscheinlichkeit nach zum größten Teil aus den Nukleo- und Phosphoproteiden nahestehenden Verbindungen besteht[1]), Stärke kommt meist als Plasmaeinschluß vor, Gelatine schließlich unterscheidet sich von den drei ersten, große Übereinstimmung in der Kurvenform zeigenden Körpern dadurch, daß sie sehr viel stärker quillt. Es ist anzunehmen, daß im Protoplasma auch zum Teil solche stark quellende Stoffe enthalten sind. Wenn es also auch eine bloße Annahme war, so konnte doch mit einiger Wahrscheinlichkeit geschlossen werden, daß das Plasma in seinen Eigenschaften ungefähr dem Mittel von diesen vier Körpern gleichkommen wird.

---

1) Vgl. Walter, Ein Beitrag zur Frage der chemischen Konstitution des Protoplasmas. Biochem. Zeitschr., 122, 98, 1921.

Von einer einheitlichen Quellungskurve des Plasmas im allgemeinen kann natürlich nicht die Rede sein. [illegible] nur daß das Plasma verschiedener Organismen größere oder kleinere Unterschiede zeigen wird, sondern auch das Plasma ein und desselben Organismus, ja ein und derselben Zelle wird sich fortwährend verändern und eine jede Veränderung wird auch auf die Quellungseigenschaften einen Einfluß haben. Immerhin können wir auf diese Weise einen Anhaltspunkt zur vorläufigen Orientierung erhalten.

Sehen wir uns also die Tabellen und die dazu gehörigen Kurven an (Tab. II, Fig. 1), so bemerken wir, daß von einer relativen Dampfspannung (h) = 1 ausgehend alle Quellkörper anfangs eine sehr bedeutende Wasserabgabe bei Verringerung der Dampfspannung zeigen, indem die Kurve fast horizontal verläuft. Bei h = 0,62—0,365 ändert sich dagegen das Bild ganz bedeutend. Die Kurve zeigt eine scharfe Biegung und verläuft nahezu vertikal. Erst bei sehr geringen h-Werten, die für uns nicht mehr in Frage kommen, biegt die Kurve wieder horizontal um. Im ganzen genommen zeigt sie einen S-förmigen Verlauf. Das Quellungswasser ist also in zweierlei Form gebunden: In einer labilen und in einer stabileren Form. Ersteres wird leicht abgegeben, letzteres dagegen kann nur sehr schwer vom Quellkörper entfernt werden. Nehmen wir h = 0,962 als Grenze an, bei dem das labil gebundene Wasser schon vollkommen abgegeben ist, so finden wir, daß es für Nuklein etwa 60 %, für Kasein etwa [illegible] %, für Stärke 60 % und Gelatine über 85 % der maximal aufgenommenen Wassermenge ausmacht. Wir sehen also, daß der größte Teil des Wassers sehr leicht vom Quellkörper abgegeben wird und die bisher herrschende Meinung von der festen Bindung des Quellwassers irrig ist. Es erscheint unter diesen Umständen sehr fraglich, ob tatsächlich bei der Plasmolyse keine Änderung des Quellungsgrades und somit des Volumens vom Plasma eintritt, vorausgesetzt, daß man ohne weiteres die Verhältnisse bei unorganisierten Quellkörpern auf das Plasma verallgemeinern kann.

Die Versuche von Katz (a. a. O., S. [illegible]) wurden auf folgende Weise ausgeführt. Der zu untersuchende Körper kam in abgewogener Menge in einen Exsikkator über Schwefelsäure bestimmter Konzentration und bekannter relativer Dampfspannung. Gleichgewicht trat ein, sobald die relative Dampfspannung des Quellkörpers diejenige der Schwefelsäure erreicht hatte. Eine erneute Wägung zeigte die Wasseraufnahme bzw. -abgabe, woraus der

Quellungsgrad ermittelt werden konnte. Diese Versuchsanstellung ist vollkommen analog derjenigen bei Plasmolyse. Tatsächlich spielt die Rolle der semipermeablen Plasmahaut hier die Luftschicht, die die Schwefelsäure vom Quellkörper trennt und die wohl den Durchtritt des Wassers in Dampfform ermöglicht, nicht aber denjenigen von gelösten Stoffen. Wir werden also bei einer plasmolysierten Zelle Gleichgewicht haben, sobald sich die relative Dampfspannung des nach innen und außen durch eine semipermeable Plasmahaut begrenzten Plasmas und der Außenlösung sowie des Zellsaftes in der Vakuole ausgeglichen hat[1]). Wird die Konzentration der Außenlösung erhöht, so entzieht sie dem Plasma Wasser, dieses wieder dem Zellsafte so lange, bis wiederum die relativen Dampfspannungen gleich sein werden.

Tabelle II.

Nuklein		Kasein		Stärke		Gelatine	
h	i	h	i	h	i	h	i
0	0	0	0	0	0	0	0
0,010	0,017	0,010	0,011	0,020	0,021	0,020	0,033
0,022	0,032	0,022	0,029	0,048	0,038	0,122	0,095
0,176	0,082	0,176	0,070	0,208	0,068	0,306	0,168
0,410	0,119	0,410	0,106	0,420	0,125	0,525	0,232
0,596	0,154	0,596	0,140	0,620	0,172	0,718	0,298
0,788	0,192	0,788	0,180	0,793	0,217	0,793	0,328
0,853	0,213	0,853	0,207	0,857	0,263	0,857	0,376
0,914	0,247	0,914	0,245	0,915	0,303	0,915	0,442
0,962	0,305	0,962	0,319	0,965	0,389	0,965	0,641
1,000	0,78	1,000	1,04	1,000	0,805	1,000	4,6

h bedeutet die relative Dampfspannung, gemessen als Bruchteil der Maximalspannung des reinen Wassers;

i bedeutet den Quellungsgrad = Wassergehalt in Gramm pro 1 g trockener quellbarer Substanz.

(Nach Katz.)

1) Unter der relativen Dampfspannung des Protoplasmas oder des Zellsaftes, die ja streng genommen in einer geschlossenen Zelle nicht existiert, verstehe ich eine solche, bei der das Protoplasma resp. Zellsaft an die Atmosphäre grenzend sich im Gleichgewicht befinden würden, wenn der Quellungsgrad resp. die Konzentration dieselben blieben. Ich führe diesen Begriff ein, um die Betrachtungsweise zu vereinfachen. Unsere Definition weicht etwas von den Anschauungen Renners (1915, S. 621) ab, nach dem der Dampfdruck in der Vakuole einer wassergesättigten Zelle gleich der Dampftension von reinem Wasser ist. Nach unserer Auffassung würde er kleiner sein, da ja der Zellsaft eine bestimmte Konzentration besitzt.

Stellen wir uns nun vor, wir hätten in der *Bangia*-Zelle anstatt des Protoplasten ein Gemisch von Nuklein, Kasein, Stärke und Gelatine zu gleichen Teilen, und legen wir uns die Frage vor, ob in diesem Falle beim Übertragen in Regenwasser, Meerwasser und gesättigte NaCl-Lösung eine Volumveränderung des Protoplastenmodells eintreten würde. Bevor wir zur Besprechung übergehen, müssen wir noch wissen, in was für einem Verhältnisse die Gewichtsveränderungen zu den Volumveränderungen stehen. Auf diese Frage gibt uns eine Arbeit von Knoevenagel (1921, S. 193) Antwort. Acethylzellulose-Fäden wurden in Alkohol oder Aceton-Wassergemischen, Eisessig und konz. Salzsäure gequollen und einerseits die Gewichtszunahme bestimmt, andererseits die Volumzunahme

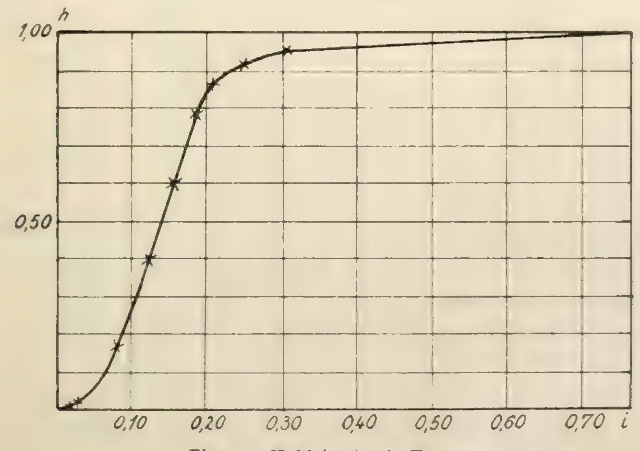


Fig. 1. Nuklein (nach Katz).

an Mikrotomschnitten unter dem Mikroskop gemessen. Die Volumvergrößerung erwies sich direkt proportional der Gewichtsvermehrung. Wir wollen im folgenden deshalb der Einfachheit halber die Gewichtsverhältnisse gleich den Volumverhältnissen setzen. Der Fehler ist nicht sehr groß, da ja alle in Frage kommenden Körper kein großes spezifisches Gewicht besitzen und die Volumkontraktionen bei der Quellung ebenfalls nicht sehr bedeutend sind.

Regenwasser besitzt eine relative Dampfspannung = 1, für Meerwasser ist sie = 0,98 und für gesättigte NaCl-Lösung = 0,759. Die Zahlen für das Quellungswasser wurden durch Interpolation aus den Tabellen von Katz gefunden, dazu muß noch 1 g — das Gewicht der quellbaren Substanz selbst — hinzugefügt werden. Auf diese Weise erhalten wir folgende Tabelle.

Tabelle III.

Relative Dampfspannung	1 g trockener quellbarer Substanz wiegt nach Quellung				Verhältnis der Gewichte				Mittel
	Nuklein	Kasein	Stärke	Gelatine	Nuklein	Kasein	Stärke	Gelatine	
Regenwasser = 1	1,78	2,04	1,805	5,6	1,5	1,74	1,49	4,25	2,445
3,3 % NaCl = 0,98	1,53	1,66	1,565	3,64	1,29	1,41	1,29	2,68	1,67
Gesätt. NaCl = 0,759	1,185	1,175	1,21	1,32	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00

Wir sehen aus dieser Tabelle, daß von einer Gewichtskonstanz und folglich auch von einer Volumkonstanz nicht die Rede sein kann. Wenn sich das Plasma also nicht anders verhalten würde wie diese Quellkörper, so können wir die Volumveränderungen — des Protoplasten bei Plasmolyse — nicht ohne weiteres unberücksichtigt lassen. Bei der Annahme einer Volumkonstanz bekamen wir ein Verhältnis von Plasma zu Zellsaft in Meerwasser wie 0,32 : 0,68 und in gesättigter NaCl-Lösung wie 0,8 : 0,2. Nehmen wir aber ein Volumverhältnis des Plasmas in Meerwasser und gesättigter NaCl-Lösung wie 1,67 : 1, was dem Mittel aus der Tabelle III entspricht, so würden die entsprechenden Zahlen abgerundet in Meereswasser 0,6 : 0,4 und in gesättigter NaCl-Lösung 0,9 : 0,1 sein, was den Beobachtungen schon eher entspricht. Versuchen wir deshalb diese Frage auf direktem Wege durch Volummessungen zu lösen.

3. Quellungskurve des Protoplasmas.

Auf die Bedeutung der Quellungskräfte in der pflanzlichen Zelle hat schon Pfeffer wiederholt aufmerksam gemacht, so sagt er z. B. in seiner Pflanzenphysiologie, daß „bei genauer Kenntnis der Volumabnahme im Protoplasma und Zellsaft wohl zu entscheiden sein würde, ob im Protoplasma der Gegendruck durch osmotische Energie oder Quellungsenergie erzeugt wird“ (1897, S. 118). „In einer anderen Arbeit erwähnt er, daß im Urmeristem von Wurzeln mit Salpeter deutliche Plasmolyse beobachtet werden konnte, die aber bald in Verband mit Absterbeerscheinungen rückgängig wurde und fügt hinzu: „zwar fehlen im Urmeristem unserer Wurzeln kleine Vakuolen nicht, doch sei nachdrücklich daran erinnert, daß nicht an deren Existenz die Turgordehnung der Haut gekettet ist“ (1892b, S. 307). Höber macht darauf aufmerksam, daß „bei völlig unvakuolisierten Zellen, wie etwa den Meristemzellen, der Quellungs-

druck einen Teil des Druckes der plasmolytischen Grenzlösung kompensieren kann" (a. a. O., S. 396). Bei Lepeschkin, auf den Höfler verweist, findet man in einer Fußnote über *Spirogyra* gesagt: „Die Konzentration der Außenlösung ist ja dem Protoplasmavolumen nicht genau umgekehrt proportional" (1909a, S. 140 Fußnote). Irgendwelche zahlenmäßige Belege konnte ich jedoch nirgends finden. Das hängt wohl zum Teil mit der Schwierigkeit solcher Messungen zusammen. Bei Meristemzellen ist ihrer Kleinheit und unregelmäßigen Form wegen das Volumen nur äußerst ungenau zu bestimmen. Große Zellen, die meist für plasmolytische Versuche genommen werden, enthalten wiederum meist so wenig Plasma, daß die Abweichungen innerhalb der Größen des Versuchsfehlers liegen. Immerhin veranlaßte mich die Notiz von Lepeschkin, genauere Messungen mit *Spirogyra* auszuführen, zumal nach der von Höfler angegebenen Methode Volummessungen bei *Spirogyra* unschwer auszuführen sind.

a) Versuche mit *Spirogyra*.

Die Versuchsmethode sei hier nur ganz kurz wiedergegeben: Ein geeigneter Faden wurde über ein Deckglas gezogen und mit zwei quer darüber gelegten Glasfäden, die mit je einem kleinen Tropfen festen venezianischen Terpentins an den Enden ans Deckglas geklebt wurden, befestigt. Dadurch wurde erstens der Faden festgehalten, zweitens ein Druck des Deckgläschens, wodurch Abplattung des Fadens hervorgerufen werden konnte, vermieden. Die Deckgläser wurden dann mit dem Algenfaden nach oben in eine geschlossene Glasdose mit der entsprechenden Lösung gelegt. Zum Messen, das möglichst rasch ausgeführt wurde, brachte man einen Tropfen derselben Lösung auf einen Objektträger und legte das Deckgläschen mit dem befestigten *Spirogyra*-Faden auf. Dauerte die Messung längere Zeit, so wurde, um eine Konzentrierung der Lösung unter dem Deckglase durch Verdunsten zu vermeiden, frische Lösung durchgesaugt. Bei einigen Versuchen blieb das Deckgläschen die ganze Zeit auf dem Objektträger und zwar so, daß die Glasfäden parallel den Längsseiten des Objektträgers zu liegen kamen und der *Spirogyra*-Faden senkrecht dazu. Zwei gegenüberliegende Ränder des Deckglases wurden mit Paraffin abgedichtet, die beiden anderen zum ständigen Hinzufügen und Absaugen der Lösung benützt. Die Methode der Befestigung des Fadens stammt von Lepeschkin (1909b, S. 333).

Was nun die Volummessungen anbelangt, so folgte ich den Angaben Höflers (a. a. O., S. 4—9). Bei geringen Plasmolysegraden zieht sich das Plasma meist nur von den Querwänden zurück und die beiden Menisci haben Halbkugelform. Bei stärkeren Plasmolysegraden weicht dagegen das Plasma auch von den Längswänden zurück und die Menisci flachen sich ab. Das Volumen ist dann gleich $\frac{\pi}{4}$ D^2L, wo D der Durchmesser ist und L die nach Höfler für die Menisci korrigierte Länge des Zellinhaltes. Schließlich bei sehr starken Plasmolysegraden bilden die festeren Chlorophyllbänder ein Hindernis für die weitere Kontraktion des Zellinhaltes. Die Menisci werden dann ganz eingezogen, so daß wir einen Zylinder bekommen, wobei die Bänder häufig an den Längsseiten in Form von Rippen etwas vorstehen. In diesem Falle muß man nach Augenmaß die Unebenheiten sich wegdenken und einen mittleren Durchmesser nehmen. Das trägt natürlich nicht zur Genauigkeit der Methode bei, da man aber beim Messen noch gar nicht die Resultate übersehen kann, so wird wenigstens die Objektivität gewahrt. Die ersten Versuche wurden mit einer relativ großen einbändrigen Form ausgeführt, die späteren mit einer größeren vielbändrigen, bei der die einzelnen Spiralen sehr dicht nebeneinander lagen. Beide Formen stammten aus einem in der Nähe von Heidelberg gelegenen Fischteich. Als Plasmolytikum wurde Rohrzucker benützt, da er die geringste schädigende Wirkung hat und am wenigsten permeïert. Die Lösungen wurden volummolar hergestellt, meist die stärkste Konzentration, und aus ihr jedesmal frisch durch Verdünnen die anderen. Schon Höfler hat darauf aufmerksam gemacht, daß man sich vor der Schlierenbildung in acht zu nehmen hat. Die Berechnungen wurden mit dem Rechenschieber meist bis zur dritten Stelle genau ausgeführt. Der Raumersparnis wegen werden nur Versuch 2 und Versuch 5 vollständig wiedergegeben, bei den anderen nur die Volumverhältnisse.

Versuch 1 diente als Vorversuch. Es wurden die Volumina des Zellinhaltes einer einbändrigen *Spirogyra* in $^1/_2$ m und m Rohrzuckerlösungen gemessen. Sechs Zellen ergaben folgende Volumverhältnisse: 1) 1,62 : 1,00; 2) 1,73 : 1,00; 3) 1,94 : 1,00; 4) 1,84 : 1,00; 5) 1,795 : 1,00 und 6) 1,85 : 1,00.

Im Mittel bekommen wir ein Verhältnis von **1,80 : 1,00**, anstatt, wie zu erwarten wäre, 2,00 : 1,00.

Wir sehen also, daß die Abweichungen meßbar sind. Es wurde deshalb versucht, den Zellinhalt in möglichst verschiedenen Konzentrationen zu messen. Leider konnten diese aber nur zwischen

Versuch 2. 23. 6. 22.

Einbändrige *Spirogyra*-Art. Stufenmikrometer 2, Obj. V Seibert, Tubus 170 mm.

Zelle	Volumen des Zellinhaltes (korrigierte Länge × Durchmesser[2]) in Skalenteilen. Die Zahlen sind noch mit $\pi/4$ zu multiplizieren. 1 Skalenteil = 2 μ.							Verhältnis der Volumina (Volumen in m-Lösung = 1)					
	in Wasser*	in $^1/_3$ m Rohrzlösg.*	in $^1/_2$ m Rohrzlösg.	in $^2/_3$ m Rohrzlösg.	in m Rohrzlösg.	in $^5/_6$ m Rohrzlösg.	in $^2/_3$ m Rohrzlösg.†	in H_2O :	$^1/_3$ m :	$^1/_2$ m :	$^2/_3$ m :	$^5/_6$ m :	m
1	32400	30500	23400	18500	12430	13200	19300	2,6 :	2,45 :	1,88 :	1,485 :	1,06 :	1,00
2	32400	30900	23800	17800	12000	13300	18200	2,7 :	2,57 :	1,98 :	1,48 :	1,11 :	1,00
3	33000	31300	24200	18500	12300	14100	18600	2,68 :	2,54 :	1,97 :	1,50 :	1,145 :	1,00
4	32800	30900	23800	18150	13300	13600	18600	2,47 :	2,32 :	1,79 :	1,37 :	1,025 :	1,00
5	34000	32200	24500	18800	12400	14700	18600	2,74 :	2,60 :	1,975 :	1,515 :	1,185 :	1,00
6	17300	16300	12100	8900	6800	7270	8900	2,54 :	2,40 :	1,78 :	1,31 :	1,07 :	1,00
7	18500	17200	13000	9600	koaguliert	—	—						
8	32400	30700	23400	18450	11850	13500	18200	2,73 :	2,59 :	1,975 :	1,555 :	1,14 :	1,00
9	31900	30100	22600	18450	14900	koaguliert	—	2,14 :	2,02 :	1,52 :	1,24	— :	1,00
10	30500	28700	22300	15100	9800?	11100	15400	3,1 :	2,93 :	2,27 :	1,54 :	1,13 :	1,00
11	32400	30900	23800	18450	11400	13200	18600	2,84 :	2,71 :	2,09 :	1,62 :	1,16 :	1,00
12	32600	30900	23800	18450	11600	13950	18450	2,81 :	2,66 :	2,05 :	1,59 :	1,2 :	1,00
13	32400	30700	23400	17500	14250	koaguliert	—	2,28 :	2,15 :	1,64 :	1,23	— :	1,00
14	32400	30900	23800	17500	12300	14300	17700	2,63 :	2,51 :	1,935 :	1,425 :	1,165 :	1,00
15	16400	15450	11300	8750	6480	6850	8600	2,53 :	2,39 :	1,745 :	1,35 :	1,06 :	1,00
16	18500	17650	12800	9400	7100	koaguliert	—	2,61 :	2,49 :	1,805 :	1,325	— :	1,00
17	18500	17200	12600	9300	6150	7300	9420	3,01 :	2,80 :	2,025 :	1,51 :	1,19 :	1,00
18	18400	16750	12600	9400	7040	7470	9420	2,62 :	2,38 :	1,79 :	1,335 :	1,06 :	1,00

Die Mittelwerte ergaben ein Verhältnis von: **1,89 : 1,43 : 1,12 : 1,00** in $^1/_2$ m, $^2/_3$ m, $^5/_6$ m und m-Rohrzuckerlösung.
Nach dem Proportionalitätsgesetz wäre zu erwarten: 2,00 : 1,50 : 1,20 : 1,00.

* Keine Plasmolyse, Zellumen gemessen.

† Kontrollversuch zeigt, daß die Zellen nicht geschädigt sind und eine merkliche Permeabilität nicht vorhanden war.

$^1/_2$ m-Lösung und m-Lösung variiert werden. In $^1/_3$ trat noch keine Plasmolyse ein, in 1,5 m war die Schrumpfung des Zellinhaltes vollkommen unregelmäßig, so daß an eine genaue Volumbestimmung nicht zu denken war.

Versuch 2 s. Tabelle S. 167.

Nachdem die Volumina in Wasser, $^1/_3$ m, $^1/_2$ m, $^2/_3$ m, m und $^5/_6$ m-Rohrzuckerlösungen bestimmt waren, brachte ich die Zellen nochmals in $^2/_3$ m-Lösung zurück, um eine etwaige Schädigung festzustellen. Sie nahmen dieselben Volumina wie beim ersten Mal in $^2/_3$ m-Lösung an; die geringe Steigerung ist wohl darauf zurückzuführen, daß der Durchmesser das erste Mal mit 18,5 Skalenteilen bestimmt wurde, das zweite Mal mit 19,0, da bis zu $^1/_2$ Skalenteil genau gemessen wurde. Er war aber vielleicht nur 18,8. Diese Differenz würde schon die Volumzunahme erklären. Die meisten Zellen zeigen, wie man schon aus den Mittelwerten sieht, eine deutliche Abweichung vom Proportionalitätsgesetz im Sinne einer zu geringen Volumveränderung. Bei einigen war das Umgekehrte der Fall. Dieses ist so zu erklären, daß die Volumbestimmung in molarer Lösung, in der die Konturen des Zellinhaltes unregelmäßig sind, zu gering ausgefallen war. Da wir aber dieses Volumen gleich 1 setzen, so müssen alle anderen Zahlen zu groß ausfallen. Dessenungeachtet wurden, um möglichst die Objektivität zu wahren, immer sämtliche Zahlen in die Mittelwerte eingerechnet. Die Abweichungen nehmen hier nicht proportional der Konzentrationsdifferenz zu, sondern viel weniger. Dieser Umstand würde gegen eine Volumkonstanz des Protoplasten sprechen (vgl. S. 159).

Die folgenden Versuche wurden alle mit der vielbändrigen *Spirogyra*-Form ausgeführt. Ich beschränkte mich dabei auf drei verschiedene Konzentrationen.

Versuch 3: 29. 6. 22. Es wurden die Zellen zweier verschiedener Fäden gemessen.

A. 6 Zellen des ersten Fadens zeigten in $^1/_2$ m, $^2/_3$ m und m-Rohrzuckerlösungen folgende Volumverhältnisse: 1) 1,825 : 1,38 : 1,00; 2) 1,74 : 1,36 1,00; 3) 1,85 : 1,49 : 1,00; 4) 1,825 : 1,52 : 1,00; 5) 1,95 : 1,56 : 1,00; 6) 1,92 : 1,53 : 1,00.

Im Mittel also **1,85 : 1,47 : 1,00** anstatt 2,00 ; 1,50 : 1,00.

2 Zellen zeigten beim Übergang von $^2/_3$ m- zur m-Lösung ein ganz unregelmäßiges Schrumpfen, so daß das Volumen nicht berechnet werden konnte, 6 weitere Zellen koagulierten.

B. 5 Zellen des zweiten Fadens zeigten ein Verhältnis der Volumina wie: 1) 1,865 : 1,43 : 1,00; 2) 1,92 : 1,445 : 1,00; 3) 1,97 : 1,53 : 1,00; 4) 1,83 : 1,515 : 1,00 und 5) 1,83 : 1,46 : 1,00.

Im Mittel also **1,87 : 1,46 : 1,00** anstatt 2,00 : 1,50 : 1,00.

Eine Zelle koagulierte gleich am Anfang, zwei weitere beim Übertragen in m-Lösung. Das Verhältnis ihrer Volumina in $^1/_2$ m zu demjenigen in $^2/_3$ m-Lösung war wie 1,30 : 1,00 und 1,25 : 1,00 anstatt 1,33 : 1,00.

Es sei bemerkt, daß die Koagulation der Zellen vielleicht durch einen mechanischen Eingriff, wie z. B. Druck beim Übertragen aus einer Lösung in die andere, hervorgerufen worden ist (vgl. Lepeschkin, 1910, S. 389).

Versuch 4: 27. 6. 22. 5 Zellen eines Fadens zeigten in $^1/_2$ m, $^2/_3$ m und m-Lösungen folgende Volumverhältnisse: 1) 1,69 : 1,35 : 1,00; 2) 1,97 : 1,40 : 1,00; 3) 2,03 : 1,60 : 1,00; 4) 1,76 : 1,35 : 1,00 und 5) nicht gemessen: 1,44 : 1,00.

Im Mittel **1,86 : 1,43 : 1,00** anstatt 2,00 : 1,50 : 1,00.

Bei diesen Versuchen mit der vielbändrigen Form fällt der Wert für das Volumen in $^2/_3$ m-Lösung entschieden zu groß aus; denn die Abweichung in $^1/_2$ m-Lösung ist mehr als ums Doppelte größer. Wir sehen also, daß die Volumbestimmung des Zellinhaltes bei *Spirogyra* zwar eindeutig eine Abweichung vom Proportionalitätsgesetz zeigt, die Zellen sind aber doch zu plasmaarm, um eine eindeutige Entscheidung zugunsten oder ungunsten der Volumkonstanz zu ermöglichen. Die genauesten Zahlen ergab der folgende Versuch.

Versuch 5: 30. 6. 22. Vielbändrige Form.

Eine einzige Zelle wurde unter dem Mikroskop beobachtet. Die Lösungen wurden ständig durchgesaugt, und nach einem Wechsel vor dem Messen abgewartet, bis das Volumen des Zellinhaltes vollkommen konstant blieb. Vor Beginn des Versuches lag der Faden 1 Stunde in $^1/_2$ m-Rohrzuckerlösung.

Die Werte sind in Skalenteilen des Okularmikrometers angegeben. 1 Skalenteil = 2 μ.

$^1/_2$ m-Lösung	Zellumen bei entspannter Membran	$192500 \times \frac{\pi}{4}$
	Volumen des Zelllinhaltes . . .	$110800 \times \frac{\pi}{4}$
$^2/_3$ m-Lösung:	„ „ „ . . .	$86200 \times \frac{\pi}{4}$
m-Lösung:	„ „ „ . . .	$62400 \times \frac{\pi}{4}$

Das Verhältnis der Volumina des Zellinhaltes ist also 1,78 : 1,38 : 1,00 anstatt 2,00 : 1,50 : 1,00.

Wir werden weiter unten sehen, daß diese Zahlen mit den auf Grund von anderen Versuchen berechneten gut übereinstimmen.

Wüßten wir bei einer Zelle genau den Anteil des Protoplasten und der Vakuole am Zellinhalte als Ganzes genommen, so würde die Feststellung einer Volumkonstanz resp. Volumveränderung des Protoplasten wesentlich leichter sein. Bekanntlich hat schon de Vries (1885, S. 465) nachgewiesen, daß in höheren Salzkonzentrationen die äußeren Teile des Plasmas rascher absterben, wodurch

häufig die resistenten Vakuolenhäute als sogenannte Tonoplasten frei werden. Mißt man zuerst den Zellinhalt in einer bestimmten Salzkonzentration, wartet darauf, bis sich der Tonoplast gebildet hat und berechnet dessen Volumen, so müßte die Differenz aus beiden Zahlen das Volumen des Protoplasten sein. Alle in dieser Richtung gemachten Versuche schlugen aber fehl, erstens weil sich die Permeabilität für Salzlösungen störend bemerkbar machte, zweitens weil selten der ganze Tonoplast freigelegt wurde und die Volumbestimmung deshalb zu ungenau ausfiel. Viel einfacher müssen die Verhältnisse liegen, wenn wir es mit einer vollkommen unvakuolisierten Zelle zu tun haben. Ändert das Protoplasma unter den gewöhnlichen plasmolytischen Bedingungen sein Volumen überhaupt nicht, so muß in diesem Falle beim Übertragen in verschiedene Lösungen überhaupt keine Veränderung der Zelle wahrzunehmen sein. Tritt aber bei steigender Konzentration der Außenlösung eine Entquellung des Protoplasmas ein, so kann man aus den Bestimmungen der Volumina des Zellinhaltes direkt die Quellungskurve des lebenden Protoplasmas erhalten.

Ein geeignetes Objekt fand ich in den Karposporen von *Lemanea*, auf die mich Herr Professor Jost aufmerksam machte.

b) Versuche mit *Lemanea.*

Die sporogenen Fäden von *Lemanea* entspringen der befruchteten, in der Rindenschicht gelegenen Eizelle und wachsen nach innen in den Hohlraum der Borsten hinein. Zum Versuch wurden die Borsten der Länge nach aufgeschlitzt, die sporogenen Fäden mit einer Lanzettnadel entnommen und auf den Objektträger ausgebreitet. Der anhaftende Schleim macht eine besondere Befestigung überflüssig. Die sporogenen Fäden erinnern in ihrer Zellanordnung ungemein an sprossende Hefezellenverbände. Die einzelnen Zellen sind oval oder sie verjüngen sich zur Basis ein wenig. Die Membran ist als dünner Streifen nur schwer sichtbar. Der Zellinhalt ist dicht, körnig, undurchsichtig und von schmutzig olivgrüner Farbe. In der Mitte der Zelle ist der Kern als heller Fleck angedeutet. Vakuolen fehlen vollkommen. Mit Jod-Jodkalium färbt sich der Inhalt zum Teil dunkel rotbraun, enthält also größere Mengen von Florideenstärke. Nur der Kern in der Mitte und das Plasma am Rande erscheinen deutlich gelb gefärbt.

Versuch 1. 6. 7. 22. 3 Nachbarzellen eines sporogenen Fadens.

Zelle	in Wasser	$^1/_2$ m-Rohrzuckerlösung	m-Rohrzuckerlösung	gesättigte Rohrzuckerlösung	Verhältnis der Volumina
1	$2{,}63^2 \times 3{,}66 = 25{,}3$	$2{,}56^2 \times 3{,}59 = 23{,}5$	$2{,}36^2 \times 3{,}38 = 18{,}82$	$2{,}0^2 \times 3{,}24 = 12{,}95$	1,34 : 1,25 : 1,00 : 0,69
2	$3{,}0^2 \times 3{,}58 = 32{,}2$	$2{,}84^2 \times 3{,}48 = 28{,}1$	$2{,}69^2 \times 3{,}29 = 23{,}8$	$2{,}32^2 \times 3{,}05 = 16{,}4$	1,35 : 1,18 : 1,00 : 0,69
3	$3{,}06^2 \times 3{,}86 = 36{,}1$	$2{,}93^2 \times 3{,}71 = 31{,}8$	$2{,}75^2 \times 3{,}41 = 25{,}8$	$2{,}32^2 \times 3{,}24 = 17{,}45$	1,40 : 1,23 : 1,00 : 0,68

Versuch 2. 7. 7. 22. 3 Nachbarzellen eines sporogenen Fadens.

Zelle	in Wasser	$^1/_2$ m-Rohrzuckerlösung	m-Rohrzuckerlösung	gesättigte Rohrzuckerlösung	Verhältnis der Volumina
1	$2{,}50^2 \times 4{,}77 = 29{,}8$	$2{,}32^2 \times 4{,}68 = 25{,}2$	$2{,}14^2 \times 4{,}39 = 20{,}1$	$1{,}74^2 \times 4{,}0 = 12{,}12$	1,48 : 1,25 : 1,00 : 0,60
2	$3{,}18^2 \times 4{,}0 = 40{,}4$	$3{,}0^2 \times 3{,}92 = 35{,}3$	$2{,}71^2 \times 3{,}68 = 27{,}0$	$2{,}35^2 \times 3{,}38 = 18{,}7$	1,49 : 1,31 : 1,00 : 0,69
3	$3{,}13^2 \times 4{,}90 = 48{,}0$	$3{,}0^2 \times 4{,}70 = 42{,}3$	$2{,}72^2 \times 4{,}45 = 32{,}9$	$2{,}39^2 \times 4{,}19 = 23{,}9$	1,46 : 1,29 : 1,00 : 0,73

Versuch 3. 8. 7. 22. 5 Zellen eines sporogenen Fadens.

Zelle	in Wasser	$^1/_2$ m-Rohrzuckerlösung	m-Rohrzuckerlösung	gesättigte Rohrzuckerlösung	Verhältnis der Volumina
1	$3{,}26^2 \times 4{,}0 = 42{,}5$	$3{,}18^2 \times 3{,}83 = 38{,}7$	$2{,}90^2 \times 3{,}66 = 30{,}8$	$2{,}55^2 \times 3{,}37 = 21{,}9$	1,38 : 1,26 : 1,00 : 0,71
2	$3{,}34^2 \times 3{,}73 = 41{,}6$	$3{,}20^2 \times 3{,}73 = 38{,}2$	$3{,}0^2 \times 3{,}52 = 31{,}7$	$2{,}62^2 \times 3{,}22 = 22{,}1$	1,31 : 1,20 : 1,00 : 0,70
3	$3{,}12^2 \times 3{,}73 = 36{,}3$	$3{,}0^2 \times 3{,}73 = 33{,}6$	$2{,}88^2 \times 3{,}44 = 28{,}5$	$2{,}45^2 \times 3{,}08 = 18{,}5$	1,27 : 1,18 : 1,00 : 0,65
4	$3{,}0^2 \times 3{,}46 = 31{,}1$	$2{,}88^2 \times 3{,}35 = 27{,}8$	$2{,}67^2 \times 3{,}17 = 22{,}6$	$2{,}30^2 \times 2{,}86 = 15{,}3$	1,38 : 1,23 : 1,00 : 0,68
5	$2{,}70^2 \times 5{,}25 = 38{,}3$	$2{,}59^2 \times 5{,}17 = 34{,}7$	$2{,}40^2 \times 4{,}90 = 28{,}2$	$2{,}20^2 \times 4{,}41 = 21{,}3$	1,36 : 1,23 : 1,00 : 0,76

Versuch 4. 8. 7. 22. 5 Zellen eines sporogenen Fadens.

Zelle	in Wasser	$^1/_2$ m-Rohrzuckerlösung	m-Rohrzuckerlösung	gesättigte Rohrzuckerlösung	Verhältnis der Volumina
1	$3{,}40^2 \times 4{,}48 = 51{,}7$	$3{,}19^2 \times 4{,}33 = 44{,}0$	$3{,}0^2 \times 4{,}12 = 37{,}1$	$2{,}58^2 \times 3{,}70 = 24{,}6$	1,39 : 1,19 : 1,00 : 0,66
2	$3{,}20^2 \times 4{,}81 = 49{,}2$	$3{,}05^2 \times 4{,}72 = 43{,}9$	$2{,}90^2 \times 4{,}45 = 37{,}4$	$2{,}46^2 \times 4{,}10 = 24{,}8$	1,32 : 1,17 : 1,00 : 0,66
3	$3{,}22^2 \times 4{,}62 = 47{,}9$	$3{,}10^2 \times 4{,}53 = 43{,}5$	$2{,}90^2 \times 4{,}13 = 34{,}8$	$2{,}35^2 \times 3{,}68 = 20{,}3$	1,37 : 1,25 : 1,00 : 0,58
4	$3{,}08^2 \times 4{,}70 = 44{,}6$	$3{,}0^2 \times 4{,}63 = 41{,}7$	$2{,}78^2 \times 4{,}28 = 33{,}1$	$2{,}35^2 \times 3{,}95 = 21{,}8$	1,35 : 1,26 : 1,00 : 0,66
5	$3{,}0^2 \times 4{,}60 = 41{,}4$	$2{,}82^2 \times 4{,}58 = 36{,}5$	$2{,}60^2 \times 4{,}0 = 27{,}0$	$2{,}30^2 \times 3{,}69 = 19{,}5$	1,53 : 1,35 : 1,00 : 0,72

Verdrängt man das Wasser unter dem Deckglas nacheinander durch $^1/_2$ m, m und gesättigte Zuckerlösung, so kann man eine deutliche Verkleinerung der Zellen feststellen. Anfangs folgt aber die in Wasser stark gedehnte Membran dem schrumpfenden Protoplasten. Plasmolyse tritt erst in gesättigter Rohrzuckerlösung ein, indem zwischen dem Zellinhalt, der jetzt vollkommen homogen und stark lichtbrechend geworden ist, und der Membran ein schmaler Hohlraum entsteht. Die in Wasser ziemlich undeutlich sichtbare Membran wird in m-Lösung deutlich doppelt konturiert. Ob das auf beginnender Ablösung des Plasmas beruht, oder ob die Membran etwas aufquillt, was in Anbetracht der Verhältnisse bei den meisten Rhodophyceen sehr wahrscheinlich ist, wage ich nicht zu entscheiden. Die Plasmahaut ist für Rohrzucker impermeabel: aus Wasser in $^1/_2$ m, m und gesättigte Rohrzuckerlösung versetzte Zellen nehmen, in m und $^1/_2$ m-Lösung zurückgebracht, wieder ihr früheres Volumen ein. Die Volummessungen sind sehr einfach auszuführen. Die elliptisch aussehenden Zellen sind Rotationsellipsoide, deren lange Achse die Rotationsachse ist. Ihre Volumina werden sich wie das Produkt aus der längeren Achse und dem Quadrat der kürzeren Achse verhalten. Will man aus den Tabellen die richtigen Volumina erhalten, so muß man die Zellen noch mit $^1/_6\,\pi$ multiplizieren und außerdem berücksichtigen, daß ein Skalenteil gleich 9,3 μ ist. Da es sich um ziemlich kleine Zellen handelt, so wurde zum Messen das Schraubenokularmikrometer von Leitz benützt, das eine Genauigkeit bis zu 0,01 Skalenteil erlaubt (Versuch 1—4 s. Tabelle S. 171).

Nehmen wir den Mittelwert aus den 16 bestimmten Zellen, so bekommen wir ein Verhältnis von:

in Wasser		$^1/_2$ m		m		gesättigter Rohrzlösg.
1,39	:	**1,24**	:	**1,00**	:	**0,68.**

Diese Versuche zeigen einwandfrei, daß von einer Volumkonstanz des Plasmas in den verschiedenen Rohrzuckerlösungen nicht die Rede sein kann, vielmehr tritt mit steigender Konzentration eine immer weitgehendere Entquellung ein. Um uns ein klares Bild über die Einzelheiten dieses Vorganges zu machen, wollen wir das Plasmavolumen in Beziehung zu der relativen Dampfspannung der Rohrzuckerlösungen setzen.

Für die Berechnung der relativen Dampfspannung gehen wir am besten vom osmotischen Druck aus, da wir den Untersuchungen von Morse, Berkely und Hartley genaue Angaben für Rohr-

zuckerlösungen verdanken. Alle notwendigen Daten findet man bei Ursprung und Blum (1916, S. 533) zusammengestellt. Die Dampfdruckerniedrigung läßt sich aus dem osmotischen Wert der Lösung nach folgender Formel[1]) berechnen:

$$P_T = \frac{1000\,s \cdot RT}{M} \cdot \frac{p_0 - p}{p} \quad \ldots\ldots\ldots \quad 1),$$

wo P_T der osmotische Wert bei T° ist, R die Gaskonstante = 0,0821, T die absolute Temperatur, s = das spezifische Gewicht des Lösungsmittels und M dessen Molekulargewicht (für Wasser = 18), p_0 die maximale Dampfspannung des Wassers bei der entsprechenden Temperatur und p die Dampfspannung der Lösung. Wir suchen den Wert $\frac{p}{p_0} = h$, die relative Dampfspannung. Obige Formel kann deshalb so dargestellt werden:

$$P_T = \frac{1000\,s \cdot RT}{M} \cdot \left(\frac{1}{h} - 1\right) \quad \ldots\ldots \quad 2).$$

Jetzt sieht man aus der Formel, daß h unabhängig von der Temperatur ist, was eine große Annehmlichkeit bedeutet. Zwar steht auf der rechten Seite ein T, aber dasselbe T ist auch in $P_T = P_0 \frac{T}{T_0}$ enthalten (P_0 der osmotische Druck bei 0^0 C, $T_0 = 273$). Setzen wir an Stelle von P_T den Wert $P_0 \frac{T}{T_0}$, so fällt T weg, und der Wert $\frac{P_0}{T_0} = \frac{P_0}{273}$ ist für die betreffende Lösung konstant.

Da die Tabelle bei Ursprung und Blum P für 20^0 angibt, so setzen wir in die Gleichung 2) T = 293 und $s_{20^0} = 0{,}9982$. Der Wert $\frac{1000\,s \cdot RT}{M}$ ist dann gleich 1334, woraus sich h leicht bestimmen läßt:

$$h = \frac{1334}{1334 + P_{20^0}} \quad \ldots\ldots\ldots\ldots \quad 3).$$

Um die Brauchbarkeit der Formel zu prüfen, wurden die für h gefundenen Werte mit den empirisch von Smits bestimmten (s. Landolt-Börnstein, 3. Aufl., S. 151, Tab. 71a) verglichen, sie ergaben vollkommene Übereinstimmung.

1) Aus Eichwald und Fodor, Die physikalisch-chemischen Grundlagen der Biologie, 1919. Eine ähnliche Formel benützte auch Renner, 1915, S. 661.

Es wurden schließlich folgende Werte für die Rohrzuckerlösungen genommen.

Tabelle IV.

Die Lösungen sind volummolar	Relative Dampfspannung	Osmotischer Druck
Wasser	1,000	0
$^1/_4$ m-Rohrzuckerlösung	0,995	6,702
$^1/_3$ m- „	0,993	9,099
$^1/_2$ m- „	0,990	14,313
$^2/_3$ m- „	0,985	20,226
$^5/_6$ m- „	0,980	26,918
m- „	0,974	35,16
1,5 m- „	0,952	66,89
Gesättigte (20°) = 2,6 m Rohrzuckerlösung etwa	0,850	etwa 220.

Eine andere Bestimmung aus der Gefrierpunktserniedrigung nach der Tabelle von Jones und Getman aus Findlay (1914, S. 74) ergab etwas höhere Werte, so für $^1/_2$ m-Rohrzuckerlösung h = 0,991; m-Lösung h = 0,9776; 1,5 m h = 0,955 und gesättigte = 2,6 m-Rohrzuckerlösung h = 0,867. Fitting (1917, S. 573) hält die Zahlen von Roth für genauer, sie geben aber die Gefrierpunktserniedrigung nur für niedrigere Konzentrationen an.

Die Umrechnung der gesättigten Rohrzuckerlösung läßt sich nach der Formel $m_{gn} = \frac{m_{vn} \cdot 1000}{1000 - 213{,}75\, m_{vn}}$ ausführen (Renner, 1912, S. 494; Fitting, a. a. O., S. 580), wenn man berücksichtigt, daß bei 20° C sich 203,9 g Rohrzucker in 100 g Wasser lösen (Landolt-Börnstein, S. 584), also $m_{gn} = 5{,}96$ ist; m_{vn} ist dann = 2,6.

Tragen wir nun die relativen Dampfspannungen auf der Ordinate und die entsprechenden Volumina auf der Abszisse auf, so bemerken wir, daß die Werte für Wasser, $^1/_2$ m- und m-Lösung nahezu auf einer Geraden liegen, dagegen der Wert für gesättigte Lösung sehr viel tiefer liegt. Die Kurve muß also zwischen der m- und 2,6 m-Konzentration eine scharfe Biegung zeigen (s. Fig. 2, S. 176). Um deren Lage genauer zu bestimmen, wurde noch ein Versuch mit 1,5 m-Rohrzuckerlösung gemacht.

Versuch 5. 9. 7. 22. 4 Zellen eines sporogenen Fadens.

Zelle	m-Rohrzuckerlösung	1,5 m-Rohrzuckerlösung	Gesättigte Rohrzuckerlösung	Verhältnis der Volumina
1	$3{,}0^2 \times 3{,}71 = 33{,}4$	$2{,}60^2 \times 3{,}42 = 23{,}1$	$2{,}52^2 \times 3{,}36 = 21{,}4$	1,0 : 0,69 : 0,64
2	$2{,}63^2 \times 3{,}89 = 26{,}9$	$2{,}35^2 \times 3{,}57 = 19{,}7$	$2{,}25^2 \times 3{,}53 = 17{,}1$	1,0 : 0,73 : 0,67
3	$2{,}70^2 \times 4{,}65 = 33{,}9$	$2{,}32^2 \times 4{,}36 = 23{,}4$	$2{,}28^2 \times 4{,}28 = 22{,}3$	1,0 : 0,69 : 0,66
4	$2{,}80^2 \times 4{,}75 = 37{,}2$	$2{,}43^2 \times 4{,}50 = 26{,}6$	$2{,}37^2 \times 4{,}40 = 24{,}7$	1,0 : 0,72 : 0,66

Im Mittel bekommen wir also ein Verhältnis von **1,00 : 0,71 : 0,66**.

Da wir aus den Versuchen 1—4 ein Verhältnis der Volumina in m-Lösung und gesättigter wie 1,0 : 0,68 bekamen, so müssen wir, um den Wert von 1,5 m-Lösung den früheren Zahlen anzupassen, 0,73 statt 0,71 nehmen. Tragen wir jetzt auch diesen Wert auf die Kurve auf, so sehen wir, daß bei einer relativen Dampfspannung von etwa 0,955 eine scharfe Biegung zu liegen kommt (s. Fig. 2, Protoplasmakurve).

Um nun unsere Protoplasmakurve besser mit den Quellungskurven von Nuklein, Kasein, Stärke und Gelatine vergleichen zu können, rechnen wir die Zahlen von Katz oder daraus interpolierte um, indem wir das Gewicht, das 1 g trockener quellbarer Substanz bei h = 0,974 entsprechend einer molaren Rohrzuckerlösung annimmt, gleich 1 setzen und die anderen Werte im Verhältnis dazu berechnen. Wir erhalten dann folgende Zahlen.

Tabelle V.

I	II	III	IV	V	VI	VII
Relative Dampfspannung	Nuklein	Kasein	Stärke	Gelatine	Mittel aus II—V	Protoplasma
1,000	1,224	1,32	1,205	2,10	1,46	1,39
0,990	1,14	1,20	1,13	1,67	1,28	1,24
0,974	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00
0,952	0,89	0,84	0,91	0,60	0,81	0,73
0,850	0,83	0,78	0,84	0,52	0,74	0,68

Wir sehen also tatsächlich, daß die Plasmakurve dem Mittelwert aus Nuklein, Kasein, Stärke und Gelatine sehr nahe kommt. Unsere Annahme, daß das Plasma sich ebenso wie andere Quellkörper verhält, hat sich auf das Glänzendste bestätigt. Die Kurve wird sich der Mittelkurve noch mehr nähern, wenn wir den Turgordruck mit berücksichtigen. Wie bereits erwähnt, löst sich das Plasma erst in gesättigter Rohrzuckerlösung deutlich von der Membran ab. Jedoch ist schon in m-Lösung die Membran entspannt, der Turgor also gleich Null. In $^1/_2$ m-Lösung und in Wasser ist dagegen die Membran gedehnt. Das Plasma wird also nicht das ganze Volumen einnehmen können, welches es hätte, wenn es sich frei ausdehnen könnte. Nimmt man den Turgor in Wasser ungefähr gleich 10 Atm. an, so würde die Plasmakurve nach der dick punktierten Linie verlaufen (s. Fig. 2 *T. K*).

Beachtet man die Lage der Biegung in der Kurve, so sieht man, daß sie genau auf derselben Höhe wie bei den anderen Quellkörpern liegt.

Wir kommen somit zu folgendem Schluß: Die Quellungskurve von lebendem Protoplasma ist qualitativ vollkommen mit den Kurven anderer unorganisierter Quellkörper identisch. Quantitativ kommt sie der Mittelkurve von Nuklein, Kasein, Stärke und Gelatine sehr nahe.

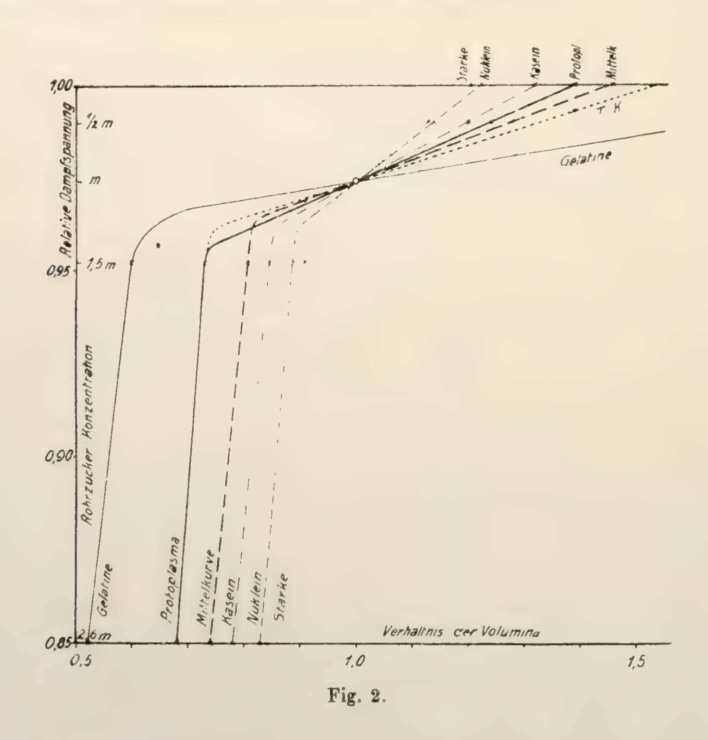


Fig. 2.

Die gute Übereinstimmung der Quellungskurven zeigt gleichfalls, daß, wenn auch im Plasma gelöste Körper vorhanden sind, die osmotischen Kräfte doch nicht in nennenswertem Maße hervortreten, da wir sonst ganz andere Volumveränderungen erhalten müßten.

Ich betone hier nochmals, daß von einer allgemeinen Protoplasmaquellungskurve natürlich nicht die Rede sein kann. Je nach dem Plasma, dessen Zustand und Zusammensetzung, wird sich die Kurve entweder derjenigen von Gelatine oder aber derjenigen von Nuklein nähern. Ob sie aber diese Grenzwerte nach der einen oder

der anderen Seite überschreitet, erscheint fraglich. Fällt die relative Dampfspannung von 1,00 bis auf 0,960, so wird der größte Teil des Quellungswassers abgegeben. Der letzte Rest wird aber äußerst fest zurückgehalten.

Die relative Dampfspannung 0,960 scheint also für alle Quellkörper und auch für das Protoplasma eine Art kritischer Dampfspannung zu sein.

Es zeigt sich dabei, daß bei einer Verminderung der relativen Dampfspannung um 0,001 das Plasmavolumen im Bereiche von h = 1 bis 0,960 sich um etwa 1—1,2 % vermindert. Unterhalb von h = 0,960 dagegen um etwa 0,1 %, also einen 10mal geringeren Wert. Da eine Verminderung der relativen Dampfspannung um 0,001 einer Zunahme des osmotischen Druckes um annähernd 1,35 Atm. entspricht, so können die Quellungskoeffizienten auch in Beziehungen zu letzterem gebracht werden.

Wie stimmt nun dieses Ergebnis mit den Beobachtungen an *Spirogyra* und *Bangia* überein?

Nehmen wir die in Tabelle V_{VII} angeführten Zahlen und interpolieren wir uns die für $^2/_3$ und $^5/_6$ m-Lösungen fehlenden Werte, so werden wir folgende Volumverhältnisse des gesamten Zellinhaltes in einzelnen Zuckerlösungen erhalten:

Anteil des Plasmas in m-Zuckerlösung am gesamten Zellinhalt:	Volumverhältnisse des gesamten Zellinhaltes						
	$^1/_2$ m-		$^2/_3$ m-		$^5/_6$ m-		m-Lösung
0 %	2,0	:	1,5	:	1,20	:	1,00
10 „	1,92	:	1,46	:	1,196	:	1,00
20 „	1,84	:	1,43	:	1,18	:	1,00
30 „	1,76	:	1,39	:	1,16	:	1,00
100 „	1,20	:	1,14	:	1,08	:	1,00.

Die erste horizontale Reihe gibt die Zahlen nach dem Proportionalitätsgesetz, die letzte für reines Plasma. Die anderen Zahlen werden zwischen diesen Werten liegen.

Vergleichen wir diese Zahlen mit den in Versuch 1—5 bei *Spirogyra* gewonnenen, so zeigen sie eine vollkommen genügende Übereinstimmung, wenn man einen Plasmagehalt von 10—30 % in m-Rohrzuckerlösung annimmt, was, nach dem mikroskopischen Aussehen zu urteilen, auch der Fall sein wird.

Für *Bangia* sahen wir bereits, daß wir unter Zugrundelegung von Mittelzahlen aus Tab. III einen Plasmagehalt in Meerwasser von etwa 60 % und in gesättigter NaCl-Lösung von etwa 90 % erhalten würden. Auch dieses dürfte mit den Tatsachen überein-

stimmen. In gesättigter NaCl-Lösung kann der homogene Zellinhalt kaum noch Zellsaft enthalten, in Meerwasser wird er auch weniger als die Hälfte ausmachen. Das, was Noll (1888, S. 492) als Zellsaft abbildet, wird die gequollene Innenmembran sein.

Eine Bestätigung der hier entwickelten Ansichten sehe ich auch in den Versuchen von Fritsch (1922, S. 1) mit den Landalgen *Pleurococcus naegelli*, der *Hormidium*-Form von *Prasiola crispa* und *Zygnema ericetorum*. Diese Formen zeigen im allgemeinen keine Vakuolen, nur bei letzterer sind solche zu bemerken. In Übereinstimmung damit tritt beim Übertragen der Zellen in 3,5% und sogar 10% NaCl-Lösung eine so geringe Volumkontraktion ein, daß es zu keiner oder einer nur sehr geringen Plasmolyse kommt. Dasselbe wird natürlich auch der Fall sein, wenn wir das Wasser anstatt durch Salzlösungen durch Austrocknen an der Luft entziehen. So z. B. kontrahiert sich der Zellinhalt im lufttrockenen Zustande um etwa $^1/_5$—$^1/_4$ in der Querrichtung, wobei in der Längsrichtung keine Veränderung eintritt. Das würde ein Verhältnis des Volumens in Wasser zu demjenigen in lufttrockenem Zustande wie $1 : {^3/_4}^2 = 1 : 0,56$ ergeben, was gut mit unseren Zahlen übereinstimmt. Genaueres kann man nicht sagen, da die vorläufige Mitteilung zu wenig Zahlenangaben enthält, vor allen Dingen auch die relative Dampfspannung der Luft nicht angibt.

4. Plasmaquellung und Neutralsalzwirkung.

Bisher hatten wir die Quellung des Protoplasten mit der Quellung einfacherer Körper in reinem Lösungsmittel, d. h. Wasser, verglichen, und dabei eine weitgehende Übereinstimmung gefunden. Wir gingen dabei von der Annahme aus, daß das Plasma für Rohrzucker impermeabel ist, und die Änderung in der Konzentration der Außenlösung nur einer Änderung der relativen Dampfspannung gleich kommt. Diese Annahme ist dank der außerordentlich großen Impermeabilität des Plasmas für Rohrzucker gestattet. Anders werden dagegen die Verhältnisse bei Anwendung von verschiedenen Salzlösungen liegen. Hier wird nicht nur die relative Dampfspannung erniedrigt, sondern durch das Eindringen des Salzes in das Plasma wird außerdem eine je nach den Salzen spezifische Änderung des Quellungszustandes des Protoplasten hervorgerufen.

Bekanntlich üben die Salze auf die Quellung von Gelatine einen starken Einfluß aus, wobei wir für die Anionen die Reihe

SO_4, Tartrat, Zitrat < Azetat < Cl < Br, NO_3 < J < SCN und für die Kationen eine weniger ausgeprägte Reihe Li < Na < K, NH_4 bekommen. Die Anionen von Cl bis SCN wirken in immer stärkerem Maße quellend, die übrigen dagegen gegenüber reinem Wasser entquellend und zwar desto stärker, je weiter links das betreffende Anion in der Reihe steht (F. Hofmeister, 1891; Lenk, 1916, S. 15; Ostwald, 1906, S. 581 und 1916, S. 329; Zusammenstellung und Literatur bei Höber, 1922, S. 266—273). Eine ähnliche Wirkung läßt sich auch für das Protoplasma erwarten, und ich will kurz diejenigen gelegentlich der plasmolytischen Versuche gemachten Beobachtungen zusammenstellen, die diese Annahme bestätigen, ohne aber dabei Wert auf Vollständigkeit zu legen oder näher auf die einschlägige umfangreiche Literatur einzugehen.

Eine gewisse Menge von gelösten Elektrolyten wird wohl in jedem lebenden Protoplasten vorhanden sein. Wir haben es also selbst bei typischer Semipermeabilität streng genommen niemals mit einer Quellung in reinem Lösungsmittel (Wasser) zu tun. Aber erstens wird die vorhandene Elektrolytmenge nur sehr gering sein, und wir wissen, daß bei Neutralsalzen es ziemlich hoher Konzentrationen bedarf, um deutliche Ausschläge in der Quellungsbeeinflussung zu bekommen, zweitens sind die Volumveränderungen des Protoplasten relativ doch so gering, daß die vorhandene Konzentration als mehr oder weniger konstanter Faktor angesehen werden kann, der somit für den gegebenen Versuch nicht in Betracht gezogen zu werden braucht. Immerhin könnten die individuellen Schwankungen der Quellungseigenschaften der Protoplasten verschiedener Zellen oder ein und desselben Protoplasten zu verschiedenen Zeiten zum größten Teil gerade auf dem wechselnden Gehalt an Elektrolyten beruhen. Die Reaktion des Plasmas dürfte dagegen normalerweise sich niemals weit vom Neutralpunkt entfernen.

Wenden wir uns nun zu dem prinzipiell anderen Fall, wo Salzlösungen in starken Konzentrationen von außen in den Protoplasten eindringen können:

Die sporogenen Fäden (Karposporen) von *Lemanea* in gesättigte NaCl gebracht, zeigten nur wenige plasmolysierte Zellen und diese auch nicht in besonders starkem Maße. Genauere Beobachtungen ergaben, daß dieses Verhalten auf einer außerordentlich starken Permeabilität für Salze beruht. Stellt man die Zelle zuerst unter dem Mikroskop ein und fügt dann erst unter ständiger Beobachtung seitlich gesättigte NaCl-Lösung hinzu, so bemerkt man,

wie in dem Augenblicke, wo das Salz mit den Fäden in Berührung kommt, diese stark schrumpfen, die Membran sich entspannt und der Inhalt vollkommen homogen wird, wobei er deutliche Plasmolyse mit meist einer Einbuchtung an beliebiger Stelle zeigt. Kaum ist aber dies geschehen, so vergrößert der Inhalt wieder sein Volumen, wird gleichzeitig körnig, legt sich an die Membran an und dehnt letztere wieder beträchtlich aus, so daß die Fäden mehr oder weniger ihr ursprüngliches Aussehen annehmen. Der ganze Vorgang vollzieht sich bei vielen Zellen innerhalb einer Minute, kann aber auch bedeutend länger dauern. Dasselbe beobachtet man auch beim Hinzufügen von konz. Glyzerin.

Der geschilderte Vorgang kann nicht mit dem gewöhnlichen Rückgang der Plasmolyse ohne weiteres identifiziert werden. Dieser beruht ja darauf, daß dank der Permeabilität des Plasmas die Salze aus der Außenlösung in die Vakuole hineindiffundieren können und die Konzentration im Zellsaft erhöhen. Wie wir aber wissen, fehlt eine Vakuole den Karposporen vollkommen. Wir haben uns den Vorgang deshalb so vorzustellen, daß im ersten Augenblicke, entsprechend dem hohen osmotischen Wert der NaCl-Lösung, dem Protoplasten in noch stärkerem Maße als in gesättigter Rohrzuckerlösung Wasser entzogen wird. Da aber das Salz jetzt auch in den Protoplasten eindringt, so tritt außer einem Konzentrationsausgleich zugleich eine Anderung im Quellungszustand der Plasmakolloide ein. Gleichzeitig aber koaguliert das Plasma, was man am Körnigwerden des Zellinhaltes bemerkt, wobei der Farbstoff sich in Form von einzelnen Körnern ausscheidet und der Kernfleck in der Mitte der Zelle undeutlich wird. Nach Auswaschen tritt im Rohrzucker keine Plasmolyse mehr ein. Das Plasma ist also nach dem Wiederaufquellen tot, trotzdem aber erreichen die Zellen ihren früheren „turgeszenten“ Zustand wieder. Diese Beobachtung zeigt, daß die Quellung des koagulierten Plasmas in gesättigter NaCl-Lösung zum mindesten nicht geringer ist als die des lebenden Plasmas in Wasser.

Es war zu erwarten, daß verschiedene Salze je nach ihrer Stellung in der lyotropen Reihe verschieden wirken würden. Nimmt man 2 n-Lösungen von KCNS, KNO_3 und KCl, so ist die Wiederaufquellung im ersten am größten, in den anderen beiden kleiner. In KCNS vollzieht sich der ganze Vorgang so rasch, daß er kaum zu beobachten ist, in KNO_3 dauert er etwas länger, jedoch sind innerhalb einer halben Stunde alle Zellen bereits aufgequollen; in KCl dauert er dagegen schon über 40 Minuten.

Nimmt man im Gegensatz dazu ein stark entquellendes Salz wie $(NH_4)_2SO_4$, so ändert sich das Bild wesentlich. In 2n-Lösung tritt keine Plasmolyse ein, der Inhalt wird sehr dunkel und sieht wie erstarrt aus. Nimmt man gesättigte $(NH_4)_2SO_4$-Lösung, so schrumpft der Inhalt, aber nicht wie gewöhnlich, sondern er nimmt eine eckige Form an und sieht wie eine eingedellte Blechschachtel aus, ein Wiederaufquellen tritt niemals ein. Wir haben es also mit einer starken Entquellung und einem Festwerden des Zellinhaltes in $(NH_4)_2SO_4$ zu tun, wodurch die Plasmolyse in 2n-Lösung verhindert wird und erst ein noch stärkerer Überdruck die Deformation hervorruft.

Die Permeabilität ist dabei in $(NH_4)_2SO_4$ gegenüber KCNS stark herabgesetzt; denn Zellen, die nur einen Augenblick in konz. KCNS-Lösung verblieben, zeigten nach sofortigem Auswaschen in gesättigter Rohrzuckerlösung keine Plasmolyse mehr — waren also tot. In konz. $(NH_4)_2SO_4$-Lösung über 4 Stunden gelegene Zellen nahmen dagegen, in Wasser gebracht, ihr normales Aussehen wieder an und wurden von Rohrzucker plasmolysiert. Nach längerem Verweilen traten Risse auf, und die Zellen starben ohne aufzuquellen ab. Totes Plasma quillt also in KCl, KNO_3 und KCNS in steigendem Maße auf und wird von $(NH_4)_2SO_4$ zum Entquellen gebracht. Dasselbe wird auch für lebendes Plasma gelten, da es, wie wir oben gesehen haben, seinen Quellungseigenschaften nach sich nicht prinzipiell von anderen toten Quellkörpern unterscheidet; der Unterschied wird nur quantitativer Natur sein. Zugleich sahen wir, daß die Permeabilität für $(NH_4)_2SO_4$ sehr viel geringer ist als für die übrigen Salze. Auch bei diesen nahm der Vorgang des Wiederaufquellens in der Reihe KCl, KNO_3 und KCNS immer kürzere Zeit in Anspruch, was auf größere Permeabilität zurückzuführen ist. Wir können also sagen, je quellungsfördernder ein Salz wirkt, desto leichter permeïert es in die Zelle. Dieses Ergebnis stimmt vollkommen mit den Befunden Fittings (1915, S. 1 und 1916, S. 553) überein. Er fand, daß die Permeabilität bei *Rhoeo discolor* für K_2SO_4 gegenüber KNO_3, KCl, KBr und $KClO_3$ stark herabgesetzt ist. Dasselbe gilt insbesondere für die Li- und in noch höherem Maße für Mg-, Sr-, Ca- und Ba-Salze. Kahho (1921a, S. 284 und 1921b, S. 125) zeigte gleichfalls, daß die Giftigkeit und Permeabilität in der Reihenfolge von CNS′ zu SO_4'' abnimmt. Ähnliches fand auch Hansteen-Cranner (1922). Mit diesen Literaturhinweisen will ich mich begnügen.

Die Änderung des Quellungszustandes von Plasma durch Salze findet natürlich auch bei vakuolisierten Zellen statt, nur ist die Wirkung hier, dank der relativ geringen Plasmamenge, nicht so auffallend, aber doch deutlich wahrnehmbar. Beobachtet man den in normalen KNO_3- und KCNS-Lösungen plasmolysierten Zellinhalt von *Spirogyra*-Fäden, so bemerkt man ein Zurückgehen der Plasmolyse. Die Volumzunahme des Zellinhaltes geht zuerst langsam vor sich, wird darauf rascher, steigert sich plötzlich rapide, und mit einem Ruck platzt der Plasmaschlauch auf und der Tonoplast tritt heraus. Dieses letzte rasche Ansteigen der Volumzunahme kann nur durch eine plötzliche Quellungsförderung des Plasmas durch die eingedrungenen Salze bedingt werden. Denn erstens ändern gleichzeitig damit auch die Chlorophyllbänder ganz auffallend ihr Aussehen, indem sie aufquellen und ihre Konturen undeutlich werden[1]), zweitens müßte, wenn der ganze Vorgang nur auf der Steigerung des osmotischen Wertes vom Zellsaft beruht, der Tonoplast sich mit derselben Geschwindigkeit oder noch rascher vergrößern, da ja die Salze jetzt nur noch dessen Wand zu passieren haben. Letzteres trifft nun keineswegs zu, zwar vergrößert sich der Tonoplast ebenfalls, aber nur langsam.

Auffallend ist noch eine Tatsache — die außerordentliche Resistenz des Tonoplasten. Nach dem Koagulieren des Plasmas liegt der Tonoplast frei in der Salzlösung; trotzdem bleibt er längere Zeit erhalten, als vom Beginn des Versuches bis zum Platzen der äußeren Plasmahaut verstreicht. Da meist angenommen wird, daß zwischen der Plasmahaut und den Vakuolenhäuten (Tonoplasten) kein wesentlicher Unterschied in der Zusammensetzung besteht, so kann man sich die geringere Widerstandsfähigkeit der Plasmahaut nur durch die eventuell beim Quellen des Plasmas auftretenden Spannungen erklären, die dann auch das Aufreißen bedingen.

---

1) Auch Suessenguth hat ein Aufquellen des Kerns in $^1/_4$ n KCNS und NH_4NO_3 beobachtet (Untersuchungen über Variationsbewegungen von Blättern, Jena 1922, S. 36).

2) Mac Dougal (1920) schließt aus dem Verhalten von Gewebeschnitten verschiedener Pflanzen bei der Quellung in Elektrolytlösungen und aus einigen Gesamtanalysen, daß das Pflanzenprotoplasma zu 90 % aus Pentosanen besteht. Ich kann mich dieser Ansicht nicht anschließen. In den Versuchen von Mac Dougal dürfte das Plasma nur einen geringen Teil der Gewebeschnitte ausmachen. Meine Beobachtungen zeigten, daß die *Lemanea*-Zellen in NaCl eine Quellungsförderung erfahren, während bei Agar immer eine Entquellung eintritt. Auch die Koagulation des Plasmas spricht für eiweißartige Verbindungen.

II. Teil.

Membranquellung.

1. Membranquellung bei *Bangia* als sekundäre Erscheinung.

Wir hatten bereits am Anfang dieser Arbeit gesehen, daß beim Übertragen eines *Bangia*-Fadens in hypertonische Salzlösung gleichzeitig mit der Schrumpfung des Protoplasten ein starkes Aufquellen der Membran eintritt. Die Volumveränderungen des Protoplasten hatten wir in den vorhergehenden Abschnitten unabhängig von dem Aufquellen der Membran betrachtet. Nachträglich soll nun gezeigt werden, daß wir dazu berechtigt waren. Der Quellungszustand der Membran wird nämlich vom Volumen des Protoplasten bestimmt. Nimmt letzterer viel Raum innerhalb der resistenten Kutikula ein, so wird die Membran zusammengepreßt; schrumpft der Zellinhalt zusammen, so quillt die Membran entsprechend auf. Alles, was den Turgordruck erhöht, muß Entquellung der Membran nach sich ziehen, alles, was ihn herabsetzt oder ganz vernichtet, wie z. B. Abtöten der Zellen, ruft sofort eine Membranquellung hervor.

Überträgt man z. B. einen *Bangia*-Faden in konz. Glyzerin, so nehmen die Zellen anfangs dasselbe Aussehen an wie in gesättigter NaCl-Lösung. Allmählich dringt aber das Glyzerin ein und der Zellinhalt beginnt, wie es Berthold (a. a. O. S. 7) beschreibt, nach und nach unter Entquellung der Membran kugelig anzuschwellen. Tritt aber nach einiger Zeit Absterben der Zellen ein, so quillt die Membran sofort wieder auf und preßt die abgestorbene Plasmamasse zusammen, die homogen wird und bald alle Farbe verliert. Ich habe dieselben Versuche mit *Porphyra*, die Herr Dr. Nienburg die Liebenswürdigkeit hatte, mir von Helgoland zu übersenden, wiederholt. Der Vorgang war genau derselbe, nur war die Permeabilität der Zellen sehr viel größer, als sie Berthold angibt, was vielleicht teilweise auf den langen Transport zurückzuführen ist. Lag der Zellinhalt am Schnittrande, so trat nach dem Absterben kein Schrumpfen ein, da ja in diesem Falle der Druck der aufquellenden Membranen fehlte.

Es herrschen also bei *Bangia* im wesentlichen dieselben Verhältnisse, wie sie Kotte (a. a. O. S. 127) für die Rhodophyceen und einige Chlorophyceen beschreibt. Ich kam zu diesen Ergebnissen unabhängig von Kotte, da mir seine Arbeit anfangs unbekannt war; ich kann seine Ausführungen vollkommen bestätigen.

Wie kommt es nun, daß der Quellungsdruck der Membran im Vergleich zum Turgordruck des Zellinhaltes eine so geringe Rolle spielt? Wir beantworten diese Frage am leichtesten, indem wir uns ein Modell von einer *Bangia*-Zelle konstruieren: Nehmen wir einen geschlossenen porösen Tonzylinder, dessen eine Hälfte mit einem in m-Rohrzuckerlösung maximal gequollenen Körper, z. B. Agar, gefüllt ist, während die andere Hälfte eine m-Rohrzuckerlösung, die mit einer semipermeablen Membran umgeben ist, enthalten würde. Die Gallerte soll der *Bangia*-Membran, die Rohrzuckerlösung dem Zellinhalt entsprechen. Tauchen wir jetzt den ganzen Zylinder in m-Rohrzuckerlösung, so wird keine Veränderung eintreten. Der osmotische Druck der Rohrzuckerlösung ist gleich Null, ebenso der Quellungsdruck von Agar, da ja derselbe maximal gequollen ist. Jetzt übertragen wir den Tonzylinder in $^1/_2$ m-Rohrzuckerlösung. Da die Wand des Tonzylinders für Rohrzucker permeabel ist, so kann sich dessen Konzentration im Agar mit derjenigen im Außenmedium ausgleichen, da andererseits, wie wir sehen werden, Rohrzucker auf das Quellungsmaximum des Agars so gut wie keinen Einfluß hat, so wird der Quellungsdruck immer noch gleich Null bleiben. Anders wird sich die mit m-Rohrzuckerlösung gefüllte Hälfte verhalten. Dank der semipermeablen Membran wird hier ein osmotischer Überdruck von annähernd 20 Atmosphären entstehen (s. Tabelle IV). Das Gleichgewicht wird gestört, die Rohrzuckerlösung wird so lange Wasser aufnehmen und auf Kosten der Agargallerte ihr Volumen vergrößern, bis der bei der Entquellung entstehende Quellungsdruck gleich dem mit zunehmendem Volumen der Lösung sich verringernden osmotischen Druck wird. Da aber, wie bereits früher erwähnt, anfangs das Wasser vom Quellkörper sehr leicht abgegeben wird, so muß auch die Volumabnahme der Agargallerte ziemlich bedeutend sein, bis der Quellungsdruck die entsprechende Höhe erreicht[1]). Das neue Gleichgewicht wird in unserem Falle vielleicht nach Verringerung des Volumens der Agargallerte um die Hälfte eintreten. Der osmotische Druck der Lösung beträgt dann 6 Atm. Ebenso groß würde der Quellungsdruck der Gallerte und der auf die Wand des Tonzylinders ausgeübte Druck sein. Heben wir aber jetzt z. B.

1) Man kann dieses auch direkt aus den Druckkurven von Reinke (a. a. O. Taf. IV, Fig. 1) und Katz (a. a. O., Fig. 76—78) ersehen. Sie verlaufen bei Entquellung anfangs sehr flach und biegen dann erst steil nach oben um.

durch Anstechen die Semipermeabilität der Membran auf, so wird der osmotische Druck der Lösung gleich Null, und sofort wird die Gallerte bis zu ihrem früheren Volumen aufquellen. Die Analogien zur *Bangia*-Zelle sind, glaube ich, so klar, daß ich nicht näher darauf einzugehen brauche.

Die Änderung der Konzentration der Außenlösung kann aber auch den Quellungszustand der Membran direkt beeinflussen, indem der gelöste Körper entweder quellungsfördernd oder entquellend wirkt. In diesem Falle werden die Verhältnisse etwas komplizierter sein. Nach Kotte wird das Quellungsbestreben der *Chaetomorpha*-Membran in Neutralsalzlösungen mit steigender Konzentration immer mehr herabgesetzt, ebenso auch durch Rohrzucker und Laugen. Nur Säuren wirken stark quellend. Es zeigten sich also im allgemeinen sehr starke Abweichungen gegenüber dem Verhalten von Gelatine bei Neutralsalzwirkung. Indessen glaubt Kotte (a. a. O. S. 157) keine weiteren Schlüsse hieraus ziehen zu dürfen, da F. Hofmeister mit einem ungeformten Material arbeitete und die Quellungsmaxima bestimmte, während er ein kompliziertes Gebilde — die Algenmembran — vor sich hatte und die relativen Quellungsgeschwindigkeiten verglich. Da aber sowohl bei den Hofmeisterschen Versuchen, wie auch bei denjenigen von Kotte die gelösten Stoffe leicht in den Quellkörper hereindiffundieren konnten, wobei wir einmal einen Eiweißstoff, das andere Mal aber ein Kohlehydrat vor uns haben, so war eigentlich von vornherein keine Übereinstimmung zu erwarten. Es ist doch bekannt, daß Eiweißkörper sich nicht indifferent den Neutralsalzen gegenüber verhalten, was für Kohlehydrate nicht anzunehmen ist. Die Unterschiede dürften deshalb auf der verschiedenen chemischen Konstitution beruhen. Ist diese Annahme richtig, so muß ein ungeformter Kohlehydratkörper dasselbe Verhalten wie die *Chaetomorpha*-Membran zeigen. Da aber bis jetzt fast nur die für den Biochemiker interessantere Gelatine untersucht worden ist und man häufig die mit ihr gewonnenen Ergebnisse als ganz allgemein gültig ansieht, so schien es mir zweckmäßig, das Verhalten von Agar-Agar nachzuprüfen.

2. Versuche mit Agar-Agar.

Agar-Agar wird durch Kochen aus verschiedenen japanischen *Gelidium*-Arten gewonnen. Die gallertige Flüssigkeit wird in Formen gegossen, zur Erstarrung gebracht, zerschnitten und in der Sonne

getrocknet. Chemisch ist Agar natürlich kein einheitlicher Körper und die Zusammensetzung ist großen Schwankungen unterworfen. Der Hauptbestandteil ist die zur Pektingruppe gerechnete Gelose (bis 64,59 %). Reine Gelose gibt 1 : 500 steife Gallerte, wird durch Tannin nicht gefällt, gibt mit Jod rotviolette Färbung. Die empirische Formel ist $C_6H_{10}O_5$. Bei Hydrolyse liefert sie Arabinose; mit HNO_3 gibt sie Schleim- und Oxalsäure, enthält also ein Galaktan entsprechend den 33,05—36,57 % Galaktose. Ein anderer wesentlicher Bestandteil des Agars ist das Parabin ($C_{12}H_{22}O_{11}$), das bei der Hydrolyse Galaktose liefert, im Gegensatz zur Arabinsäure keine sauren Eigenschaften besitzt, bei längerer Berührung mit Alkalien aber in Arabinsäure übergeht. 1,66 % der Trockensubstanz von Agar sind Pentosane (nach Tschirch, Handbuch d. Pharmakognosie, Bd. II).

Da man aus der Erstarrungskurve Rückschlüsse auf die Quellung ziehen kann (vgl. Pauli, 1898, S. 345 und Wo. Ostwald, 1906), so wurde als Vorversuch die Beeinflussung der Erstarrungstemperatur durch Na Cl, dem Hauptbestandteil des Meersalzes, untersucht. Als Erstarrungstemperatur, die bei Agar stark von dessen Konzentration abhängt, wurde diejenige bezeichnet, bei der man zum ersten Male das Reagenzrohr mit der Agarflüssigkeit umkippen konnte, ohne daß etwas herausfloß. Die entsprechende Agarlösung wurde in kochendem Wasser aufgelöst und je 15 cm³ in die im kochenden Wasser stehenden Reagenzrohre gefüllt. Darnach wurde die Gasflamme ausgelöscht und durch Hinzufügen von heißem resp. kaltem Wasser die Temperatur des Wasserbades so reguliert, daß sie alle 5 Minuten um 1° C fiel (Ostwald 1920, Vers. 99). Eine größere Genauigkeit bei diesen Versuchen wurde nicht angestrebt.

Versuch 1.

Abhängigkeit der Erstarrungstemperatur von der Agarkonzentration.

Nr. 1:	15 cm³	½	% Agar	—	erstarrte selbst bei 6,5° C nicht.
Nr. 2:	„	1	„ „	—	Erstarrungstemperatur: 31,5—31° C,
Nr. 3:	„	2	„ „	—	„ : 35,5—35° C,
Nr. 4:	„	2½	„ „	—	„ : 36—35,5° C,
Nr. 5:	„	5	„ „	—	„ : 37,5° C.

Wo zwei Temperaturen angegeben sind, bedeutet die höhere diejenige, bei der alles bis auf eine Flocke an der Oberfläche erstarrt war (Nr. 4—5 aus Versuch 4—5).

Graphisch dargestellt ergibt sich eine Kurve, die vollkommen mit derjenigen von Gelatine übereinstimmt (s. z. B. Ostwald, 1920, Fig. 6), sie steigt zuerst steil an und nähert sich dann der Horizontalen.

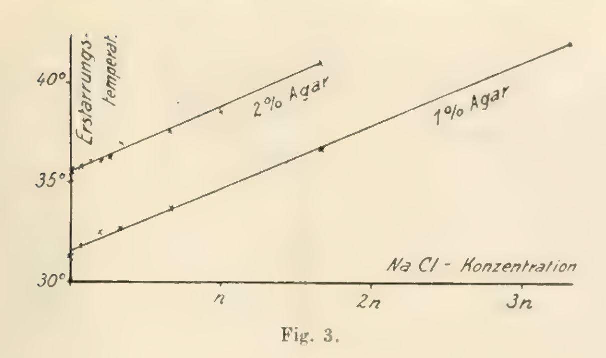


Fig. 3.

Versuch 2.

Einfluß von NaCl-Lösung auf die Erstarrungstemperatur von 1 % Agar.

					Erstarrungs-temperatur
Nr. 1:	5 cm³ 3 % Agar	+ 10 cm³ H_2O,		also 1 % Agar in H_2O.	32—30,5 ° C,
Nr. 2:	" " "	+ 9 " "	+ 1 cm³ n. NaCl,	" " " in 1/15 n. NaCl.	33—30,5 ° C,
Nr. 3:	" " "	+ 7 " "	+ 3 " " ,	" " " in 1/5 " .	33—32 ° C,
Nr. 4:	" " "	+ 5 " "	+ 5 " " ,	" " " in 1/3 " .	33,5—32 ° C,
Nr. 5:	" " "	+	10 " " ,	" " " in 2/3 " .	34,5—33 ° C,
Nr. 6:	" " "	+ 5 " "	+ 5 " 5 n. NaCl,	" " " in 5/3 " .	37—36,5 ° C,
Nr. 7:	" " "	+	10 " " ,	" " " in 10/3 " .	43—41 ° C.

Versuch 3—5 s. Tabellen S. 188. Die Ergebnisse sind auf Fig. 3 und 4 graphisch dargestellt.

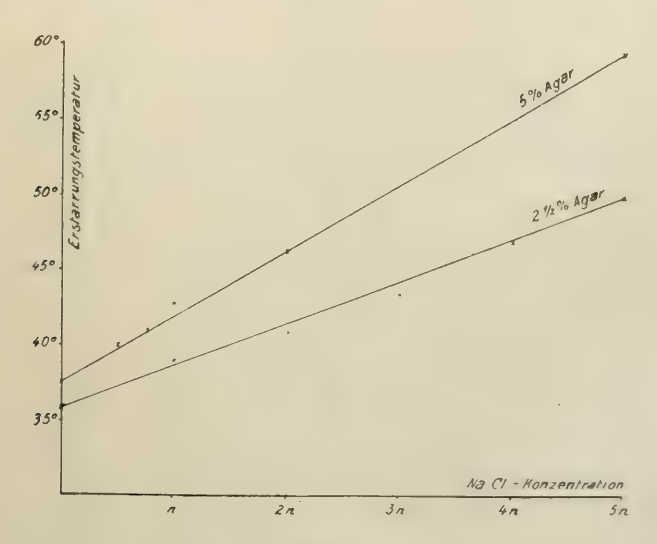


Fig. 4.

Versuch 3.

Einfluß von NaCl-Lösung auf die Erstarrungstemperatur von 2 % Agar.

Nr. 1:	10 cm³ 3 % Agar + 5 cm³ H_2O.	Es waren also 2 % Agar in H_2O.	Erstarrungstemperatur: 35¾—35 ° C.
Nr. 2:	„ „ „ + 5 „ „ .	„ „ „ „ „ „ „ .	„ : 35½ ° C.
Nr. 3:	„ „ „ + 4 „ „ + 1 cm³ n. NaCl.	„ „ „ „ „ „ 1/15 n. NaCl.	„ : 35¾ ° C.
Nr. 4:	„ „ „ + 3 „ „ + 2 „ n. „ .	„ „ „ „ „ „ 2/15 „ .	„ : 36 ° C.
Nr. 5:	„ „ „ + 2 „ „ + 3 „ n. „ .	„ „ „ „ „ „ 1/5 „ .	„ : 36 ° C.
Nr. 6:	„ „ „ + 1 „ „ + 4 „ n. „ .	„ „ „ „ „ „ 4/15 „ .	„ : 36¼ ° C.
Nr. 7:	„ „ „ + 5 „ n. „ .	„ „ „ „ „ „ 1/3 „ .	„ : 37½—36½ ° C.
Nr. 8:	„ „ „ + 3 „ „ + 2 „ 5 n. NaCl.	„ „ „ „ „ „ 2/3 „ .	„ : 38—37 ° C.
Nr. 9:	„ „ „ + 2 „ „ + 3 „ „ .	„ „ „ „ „ „ „ .	„ : 39—38 ° C.
Nr. 10:	„ „ „ + 5 „ „ .	„ „ „ „ „ „ 5/3 „ .	„ : 41 ° C.

Versuch 4.

Einfluß von NaCl-Lösung auf die Erstarrungstemperatur von 2½ % Agar.

Nr. 1:	½ g gepulvertes Agar + 20 cm³ H_2O.	Es waren also 2½ % Agar in H_2O.	Erstarrungstemperatur: 36—35,5 ° C.
Nr. 2:	„ „ „ + 16 „ „ + 4 cm³ 5 n. NaCl.	„ „ „ „ „ „ n. NaCl.	„ : 39,5—38,5 ° C.
Nr. 3:	„ „ „ + 12 „ „ + 8 „ „ .	„ „ „ „ „ „ 2 n. „ .	„ : 41 ° C.
Nr. 4:	„ „ „ + 8 „ „ + 12 „ „ .	„ „ „ „ „ „ 3 n. „ .	„ : 44—43 ° C.
Nr. 5:	„ „ „ + 4 „ „ + 16 „ „ .	„ „ „ „ „ „ 4 n. „ .	„ : 48—46 ° C.
Nr. 6:	„ „ „ + 20 „ „ .	„ „ „ „ „ „ 5 n. „ .	„ : 50,5—49,5 ° C.

Versuch 5.

Einfluß von NaCl-Lösung auf die Erstarrungstemperatur von 5 % Agar.

Nr. 1:	1,0 g gepulvertes Agar + 20 cm³ H_2O.	Es waren also 5 % Agar in H_2O.	Erstarrungstemperatur: 37,5 ° C.
Nr. 2:	„ „ „ + 15 „ „ + 5 cm³ n. NaCl.	„ „ „ „ „ „ ¼ n. NaCl.	Zerbrochen.
Nr. 3:	„ „ „ + 10 „ „ + 10 „ „ .	„ „ „ „ „ „ ½ „ .	Erstarrungstemperatur: 40 ° C.
Nr. 4:	„ „ „ + 5 „ „ + 15 „ „ .	„ „ „ „ „ „ ¾ „ .	„ : 41,5—40,5 ° C.
Nr. 5:	„ „ „ + 20 „ „ .	„ „ „ „ „ „ n. „ .	„ : 43—42,5 ° C.
Nr. 6:	„ „ „ + 20 „ 2 n. NaCl.	„ „ „ „ „ „ 2 n. NaCl.	„ : 46,5—46 ° C.
Nr. 7:	„ „ „ + 20 „ 5 n. „ .	„ „ „ „ „ „ 5 n. „ .	„ : 60—59 ° C.

Man sieht, daß die Erstarrungstemperatur unabhängig von der Agar-Konzentration proportional der NaCl-Konzentration steigt. Die sich ergebenden Kurven sind fast vollkommen gerade Linien, die untereinander mehr oder weniger parallel verlaufen. Schon diese Kurven zeigen ein ganz anderes Bild als die Erstarrungskurve bei Gelatine (vgl. Pauli, a. a. O. S. 336 und Ostwald, a. a. O. S. 584). Statt die Erstarrungstemperatur herabzusetzen, erhöht NaCl sie bei Agar; anstatt einer komplizierten Kurve mit mehreren Maxima und Minima erhalten wir eine Gerade. Es ließ sich also auch eine ganz andere Beeinflussung der Quellung bei Agar durch NaCl erwarten.

Versuch 6.

Seesalz verhält sich fast vollkommen wie reines NaCl. Seewasser stand mir nicht zur Verfügung. Es wurden die Erstarrungstemperaturen für 1 % und 2 % Agar bei drei verschiedenen Konzentrationen: 1. 0,5 g natürliches Seesalz auf 20 cm³ H_2O, 2. 2,5 g auf 20 cm³ und 3. gesättigte Seesalzlösung bestimmt. Die entsprechenden Erstarrungstemperaturen waren für 1 % Agar 33,5° C, 39,5—39° C und 44° C; für 2 % Agar 37° C, 43,5° C und 50° C. Sie entsprachen fast genau den Erstarrungstemperaturen der Kontrollproben mit reinem NaCl. Die dem Meerwasser (3,5 %) entsprechende Konzentration zeigt bei 5 % Agar die Erstarrungstemperatur 40,5—40° C, was ebenfalls mit der entsprechenden NaCl-Konzentration übereinstimmt.

Daraus folgt, daß geringe Beimengungen von anderen Salzen keinen erheblichen Einfluß auf die Erstarrungstemperatur und also wahrscheinlich wohl auch auf die Quellung des Agars haben. Das ist insofern wichtig, als Agar ja nicht ganz aschenfrei ist.

Versuch 7.

Von anderen Salzen wurde nur noch 5 % Agar in einer 2 n.-Lösung von Na_2SO_4 und $NaNO_3$ geprüft. Bei ersterer löste sich der Agar in kochendem Wasser nicht und gab keine Gallerte. $NaNO_3$ dagegen erhöhte die Erstarrungstemperatur nicht wie NaCl, sondern setzte sie stark herab bis auf etwa 26° C (reines Agar 37,5° C).

Versuch 8.

Eine genauere Nachprüfung für Na_2SO_4 bei niederer Konzentration ergab folgendes:

Nr. 1: 1 g Agar in 20 cm³ $^1/_{32}$ n. Na_2SO_4. Erstarrungstemperatur: 39° C (etwa).
Nr. 2: „ „ „ „ $^1/_8$ n. „ . „ : 41° C.
Nr. 3: „ „ „ „ $^1/_4$ n. „ . „ : 47,5° C.
Nr. 4: „ „ „ „ n. Na_2SO_4. Agar nur teilweise gelöst.
Nr. 5: „ „ „ „ 2 n. Na_2SO_4. Agar ganz pulverig geblieben. Über dem Bodensatz bildet sich eine bei Zimmertemperatur fast gelatinierende Flüssigkeit.

Wir sehen also, daß Na_2SO_4 bedeutend stärker die Erstarrungstemperatur erhöht als NaCl; bei höheren Konzentrationen löst sich Agar nicht mehr auf oder nur in geringem Maße und bildet daher keine Gallerte mehr.

Versuch 9.

Nr. 1:	1 g Agar in 20 cm³ H_2O.	Erstarrungstemperatur:	38,5° C.
Nr. 2:	„ „ „ „ 1/64 n. $NaNO_3$.	„	: 40—39° C.
Nr. 3:	„ „ „ „ 1/32 „ .	„	: 43° C (ungenauer Wert).
Nr. 4:	„ „ „ „ 1/16 „ .	„	: 40° C.
Nr. 5:	„ „ „ „ 1/8 „ .	Zerbrochen.	
Nr. 6:	„ „ „ „ 1/4 „ .	Erstarrungstemperatur:	37° C.
Nr. 7:	„ „ „ „ 1/2 „ .	„	: 35,5° C.
Nr. 8:	„ „ „ „ n. $NaNO_3$.	„	: 33,5° C.
Nr. 9:	„ „ „ „ 1,5 n. „ .	„	: 29,5° C.
Nr. 10:	„ „ „ „ 2 n. „ .	„	: 26,5° C.

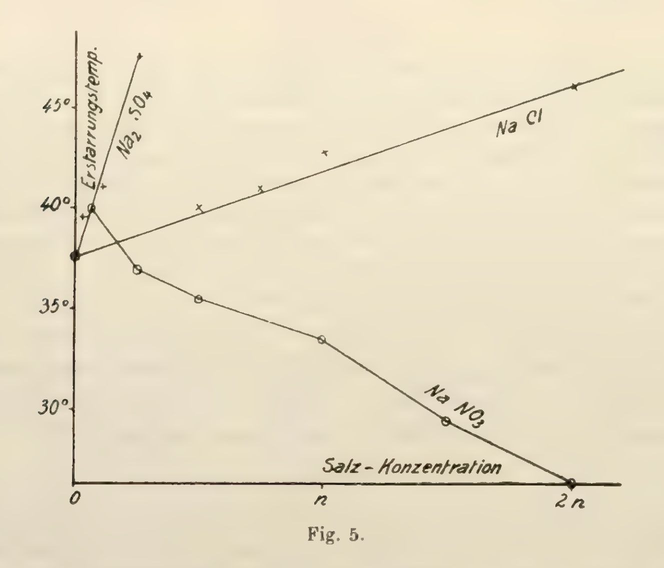


Fig. 5.

Die Kurve zeigt ein deutliches Maximum, dem ein rascher Abfall folgt. Es war daher zu erwarten, daß auch die Quellungskurve ein Minimum aufweisen wird. Die Zusammenstellung von NaCl, Na_2SO_4 und $NaNO_3$ siehe auf Fig. 5.

Die verschiedenen Salze haben also in gleichen Konzentrationen verschiedene Wirkung. Na_2SO_4 erhöht, wenn man die fällende Wirkung bei höheren Konzentrationen nicht berücksichtigt, die Erstarrungstemperatur sehr viel stärker als NaCl. $NaNO_3$ erhöht die Erstarrungstemperatur nur in geringen Konzentrationen, später setzt es sie stark herab. Es ist daher anzunehmen, daß Na_2SO_4 stärker entquellend wirkt als NaCl; $NaNO_3$ dagegen die Quellung fördern wird.

Versuch 10. Erweichungstemperatur.

Im Anschluß an die Bestimmung der Erstarrungstemperatur wurde die Erweichungstemperatur ermittelt. Es zeigte sich für NaCl, wie zu erwarten war, eine Erhöhung der Erweichungstemperatur mit steigender Konzentration. Für 1 % Agar liegt die Erweichungstemperatur, von einer Lösung in reinem Wasser angefangen bis zu einer $^{10}/_{8}$ n NaCl-Lösung, zwischen 90—94° C. Für 2 % Agar von reinem Wasser bis zu $^{5}/_{8}$ n NaCl-Lösung zwischen 95—98° C.

Da es sich nur um Vorversuche handelte, so begnügte ich mich mit diesen Ergebnissen. Eine gute Methode zur Bestimmung der Erweichungstemperatur (als solche wurde diejenige angesehen, bei der die Belastung mit 5 g Quecksilber die Gallerte durchbrach) haben Bechhold und Ziegler (1906) ausgearbeitet. Sie erhielten folgende Zahlen: 2 % Agar zeigte in reinem Wasser einen Schmelzpunkt von 80,9°, in mol. NaCl — 83,0°, in 2 mol. Na_2SO_4 — 85,5°, in mol. NaJ — 55,3°, in mol. Traubenzucker 79,0°, in $^{2}/_{1}$ mol. Alkohol — 76,0°, in $^{2}/_{1}$ mol. Glyzerin — 76,8° und in 1 mol. Harnstoff — 75,3°. Leider wurde der Schmelzpunkt immer nur für eine Konzentration des gelösten Stoffes bestimmt. Wichtig für uns ist aber, daß Gelatine sich wesentlich anders verhielt. So setzte z. B. NaCl die Erweichungstemperatur von 10 % Gelatine herab, Na_2SO_4 erhöhte sie nur in geringem Maße (Bechhold und Ziegler, 1906, S. 116 bis 117). Beziehungen zwischen Schmelzpunktveränderungen und Diffusionsbeeinflussung konnten nicht festgestellt werden.

Versuch 11. Erstarrungs- und Erweichungszeit.

Der Einfluß von Elektrolyten auf die Erstarrung und Erweichung kann entweder durch die Veränderung der Erstarrungs- bezw. Erweichungstemperatur gemessen werden, indem man die Temperatur regelmäßig (1° in 5 Minuten) ansteigen oder abfallen läßt und die entsprechende Temperatur notiert, oder aber durch die Veränderung der Erstarrungszeit, indem man die Proben bei konstanter Temperatur hält und die Zeit bis zur Erstarrung resp. Erweichung mißt.

Die erste der erwähnten Methoden erwies sich als die günstigere, daher wurde die zweite bald fallen gelassen. Es sei hier nur ein Versuch angeführt, der zeigt, daß wir es im Prinzip mit denselben Verhältnissen zu tun haben.

Nr. 1:	1 % Agar in H_2O.	Erstarrungszeit etwa	27 Minuten.
Nr. 2:	„ „ „ $^{1}/_{8}$ n. NaCl.	„ „	26 „ .
Nr. 3:	„ „ „ $^{2}/_{8}$ n. „ .	„ „	23,5 „ .
Nr. 4:	„ „ „ n. „ .	„ „	21 „ .
Nr. 5:	„ „ „ $^{4}/_{8}$ n. „ .	„ „	16 „ .
Nr. 6:	„ „ „ $^{5}/_{8}$ n. „ .	„ „	13 „

In den Reagenzrohren waren je 15 cm³ Lösung. Sie wurden anfangs in einem kochenden Wasserbade gehalten und dann sofort durch Übergießen mit kaltem Wasser auf Zimmertemperatur (20° C) abgekühlt, bei der sie bis zur vollständigen Erstarrung stehen blieben. Die graphische Darstellung ergibt wiederum eine fast gerade Linie. Die Erstarrungszeit ist also umgekehrt proportional der NaCl-Konzentration. Von der Erweichungszeit kann man ganz allgemein sagen, daß sie mit steigender NaCl-Konzentration verlängert wird.

Diese Vorversuche geben uns schon eine gewisse Handhabe zur Beurteilung des Quellungsvermögens in verschiedenen Lösungen. Sie wurden nicht weiter fortgesetzt, da die Quellungsversuche bei größerer Einfachheit eine größere Genauigkeit erlaubten. Auch ist die Parallelität zwischen Beeinflussung der Quellung und der Erstarrungstemperatur sowie -zeit keine so vollständige, wie man es aus den bisher bekannten Versuchen mit Gelatine hätte erwarten können.

Als Material für die meisten Versuche diente Stangenagar. Die Versuche 4—5 und 7—9 wurden mit gepulvertem Agar (Kahlbaum) ausgeführt. Zwischen den Agarsorten zeigte sich im allgemeinen kein Unterschied, nur war bei gepulvertem Agar die Erstarrungstemperatur etwas geringer, so daß 2½% gepulverten Agars ungefähr dieselbe Erstarrungstemperatur zeigten wie 2% Stangenagar (vgl. Fig. 3 und 4). Die Werte für 2½% und 5% Agar in Versuch 1 liegen deshalb relativ etwas zu niedrig.

Quellungsversuche.

Wegen ihrer Einfachheit und verhältnismäßig genügenden Genauigkeit wurde die Volummethode angewandt. In ausgemessene Reagenzrohre kamen je 25 cm³, bei späteren Versuchen 20 cm³ der zu untersuchenden Salzlösung, angefangen von destilliertem Wasser bis zu meistens 2 n Lösung. Darauf wurde 1 g gepulverten Agars hinzugefügt und durch Schütteln event. Umrühren mit einem Glasstabe zum Untersinken gebracht. Die Anwendung von Agarpulver an Stelle von Agarplättchen hat den Vorzug, daß das Quellungsmaximum sehr viel rascher erreicht wird. Die lufttrockenen Agarteilchen zeigten nur in den seltensten Fällen eine Größe von ½ mm im Durchmesser. Die meisten waren unter 0,1 mm groß. Hofmeister (1890, S. 412) hat die Geschwindigkeit der Wasseraufnahme von Agarplättchen gemessen. Die Kurve steigt rasch an und nähert sich dann allmählich der Horizontalen, hat also die

Form einer gleichschenkeligen Hyperbel. Eine 0,206 mm dicke Agarplatte nimmt schon im Laufe der ersten Minute $^3/_4$ der maximalen Wassermenge auf. Eine solche von 0,002 mm würde nach einer Minute schon 98 % aufgenommen haben. Da die Messungen der Sedimenthöhe in unseren Versuchen nach 4—5 Tagen erfolgten, so wird das Quellungsmaximum schon erreicht worden sein. Außerdem fallen bei der Volummethode die durch das Abtrocknen und Wiegen bedingten Versuchsfehler weg. Berücksichtigt man dann noch die große Einfachheit der Ausführung, wodurch eine größere Zahl von Versuchen ermöglicht wird, so sieht man, daß diese Methode wohl kaum der Gewichtsmethode nachstehen wird.

Eine andere Frage ist es, ob die Dichte des Sediments oben und unten gleich ist, ob wir also den Quellungsgrad proportional der Sedimenthöhe annehmen können.

Um diese Frage zu entscheiden, wurden verschiedene Mengen Agar zu 20 cm³ destillierten Wassers hinzugefügt. Ist die Dichte in den unteren Teilen größer als oben, so muß bei Verdoppelung der Agarmenge die Höhe des Sediments nicht ganz verdoppelt werden. Ist dagegen die Dichte mehr oder weniger gleich, so wird die Höhe des Sediments proportional der zum Versuch genommenen Agarmenge sein:

Versuch 12a und b (Agar Grübler).

Agarmenge in g .	0,25	0,25	0,5	0,5	0,75	0,75	1,0	1,0	0,25	0,5	0,75	1
Höhe des Sediments in mm . .	17,5	17	30	32	48	47,5	63,5	63,5	16,5	31,0	46,5	63,0
Daraus Mittel in mm . . .	17,25		31,0		47,75		63,5					
Verhältnis der Höhen . . .	0,27		0,49		0,75		1,00		0,26 :	0,49 :	0,74 :	1,00

Die außerordentlich genaue Übereinstimmung dürfte nur Zufall sein. Jedenfalls wird man annehmen können, daß der Versuchsfehler 5 % kaum übersteigen wird. Bei größeren Mengen als 1 g Agar schien tatsächlich eine Verringerung der Sedimenthöhe einzutreten; allerdings ging das Absetzen nicht ganz regelmäßig vor sich, da wir bei nur 20 cm³ Wasser eine so zähflüssige Masse bekommen, daß man sie kaum umrühren kann.

Wenn also bei gleicher Agarmenge (1 g) die Sedimenthöhe in einer Lösung nur halb so groß ist wie in Wasser, so können wir annehmen, daß der Quellungsgrad nur 50 % desjenigen in Wasser

beträgt. Um die verschiedenen Versuchsserien miteinander vergleichen zu können, wurde die Quellung in Wasser = 1 gesetzt und diejenige in den Lösungen als Teil der ersteren umgerechnet. Die folgenden Versuche zeigten, daß die Methode vielleicht genauer ist, als man annimmt. Man bekam wenigstens immer ganz bestimmte fortlaufende Kurven für die verschiedenen Salze. Nur zuweilen fiel eine Probe aus unbekannten Gründen aus der Reihe. Oft konnte durch nachträgliches Umschütteln noch ein regelmäßiges Absetzen erzielt werden.

Beim Absetzen wurde eine konstante Höhe nicht gleich erreicht, sondern sie verringerte sich im Laufe einiger Tage ständig. Zur Berechnung wurde die endgültige konstante Höhe genommen, es sei aber bemerkt, daß das Verhältnis der einzelnen Sedimenthöhen nicht wesentlich anders war als nach den ersten 24 Stunden; als Beispiel sei hier ein Versuch mit NaCl angeführt:

Versuch 13 (Agar Kahlbaum).

Nr.	1 g Agar in	Sedimenthöhe nach 24 Stunden	Sedimenthöhe nach 48 Stunden	Sedimenthöhe nach 96 und mehr Std.
1	20 cm^3 H_2O	75,5 mm = 1,00	68 mm = 1,00	64 mm = 1,00
2	18,75 „ „ + 1,25 cm^3 2 n. NaCl = $^1/_8$ n. NaCl	61,0 „ = 0,81	54 „ = 0,80	52,5 „ = 0,82
3	17,5 „ „ + 2,5 „ 2 n. NaCl = $^1/_4$ n. NaCl	56,5 „ = 0,75	50,5 „ = 0,74	47,5 „ = 0,74
4	15,0 „ „ + 5,0 „ 2 n. NaCl = $^1/_2$ n. NaCl	52,0 „ = 0,69	46,5 „ = 0,68	44,5 „ = 0,695
5	10,0 „ „ + 10,0 „ 2 n. NaCl = n. NaCl	51,5 „ = 0,68	46 „ = 0,67	44 „ = 0,69
6	20,0 „ 2 n. NaCl = 2 n. NaCl	50,5 „ = 0,67	44,5 „ = 0,66	43 „ = 0,67

Nach weiterem Stehen veränderte sich die Sedimenthöhe nicht mehr. Zuweilen verquollen nur die obersten Schichten und bildeten etwas Gallerte.

Bei den folgenden Versuchen werde ich, um Raum zu sparen, nur die umgerechneten Verhältniszahlen zum destillierten Wasser anführen. Die Versuchsergebnisse werden dann der größeren Anschaulichkeit wegen graphisch dargestellt werden. Um die verschiedene Wirkung der Anionenreihen und Kationenreihen besser miteinander vergleichen zu können, werden die entsprechenden Kurven auf einer Figur bei gleichem Maßstabe abgebildet werden.

Die Lösungen wurden mit reinen Präparaten von Merck resp. Kahlbaum hergestellt.

Aus Versuch 13 sieht man, daß schon geringe Zusätze von NaCl eine starke Entquellung hervorrufen. Weitere Konzentrationserhöhungen haben immer geringere Wirkung. Bei hohen Konzentrationen tritt dann kaum noch eine weitere Entquellung ein, wie aus Versuch 14 zu ersehen ist.

Versuch 14 (Agar Kahlbaum).

Konzentration der Lösung	reines H_2O	n NaCl	2 n NaCl	3 n NaCl	4 n NaCl	5 n NaCl
Sedimenthöhe im Verhältnis zu Wasser:	1,00	0,69	0,67	0,63	0,62	0,61

Meerwasser, richtiger 3,5 % Seesalzlösung, übt dieselbe Wirkung wie die entsprechende NaCl-Lösung aus: Die Sedimenthöhe verhält sich zu derjenigen in Aqua destillata wie 1,00 zu 6,9—7,1. Wir sehen also, daß eine Konzentrationsänderung von Meerwasser bis zur gesättigten Kochsalzlösung nur eine ganz geringe Veränderung in der Quellung von Agar hervorruft, und zwar eine geringe Entquellung. Dagegen wird eine Übertragung aus Meerwasser in destilliertes Wasser eine ziemlich starke Quellung zur Folge haben.

Im Anschluß an diese Versuche wurden einige Salze auf ihre Wirkung auf Agar geprüft, um die spezifische Wirkung der einzelnen Kationen und Anionen feststellen zu können.

Versuch 15 (Agar Kahlbaum). Vergleich verschiedener Lösungen miteinander.

Lösung . . .	H_2O	2 n Na_2SO_4	2 n NaCl	2 n $NaNO_3$	2 % KOH	3 % Essigsäure
Sedimenthöhe .	1,00	0,49	0,68	0,96	0,69	0,81

Versuch 16 (Agar Kahlbaum). Genaue Kurve für Na_2SO_4.

Konzentration:	H_2O	$^1/_{66}$ n.	$^1/_{33}$ n.	$^1/_{16}$ n.	$^1/_8$ n.	$^1/_4$ n.	$^1/_2$ n.	1 n.	2 n.
Sedimenthöhe:	1,00	0,96	0,91	0,86	0,82	0,77	0,68	0,55	0,45 [1])

Versuch 17 (Agar Kahlbaum). Genaue Kurve für $NaNO_3$.

Konzentration:	H_2O	$^1/_{66}$ n.	$^1/_{33}$ n.	$^1/_{16}$ n.	$^1/_8$ n.	$^1/_4$ n.	$^1/_2$ n.	n.	$1^1/_2$ n.	2 n.
Sedimenthöhe:	1,00	0,98	0,94	0,90	0,87	0,84	0,83	0,86	0,94	0,97

Fig. 6 (mit *K.* bezeichnet) zeigt die drei Quellungskurven von Na_2SO_4, NaCl und $NaNO_3$. Am stärksten entquellend wirkt Na_2SO_4; am wenigsten $NaNO_3$, bei stärkeren Konzentrationen

1) In dieser Probe kristallisierte etwas Salz aus.

wirkt es sogar quellend. Die Reihenfolge NO_3', Cl', SO_4'' entspricht der lyotropen Reihe. Dasselbe Bild zeigen die Kalisalze. Das CNS' wirkt noch stärker quellend als das NO_3'.

Da die meisten folgenden Versuche mit Grüblerschem Agar ausgeführt wurden, so mußte dieser zuvor mit dem Kahlbaumschen Präparat verglichen werden.

Versuch 18 (Agar Grübler). Kurve für Na_2SO_4.

Konzentration . . .	H_2O	0,1 n.	0,2 n.	0,5 n.	n.	2 n.
Sedimenthöhe . . .	1,00	0,90	0,83	0,75	0,69	0,57

Versuch 19 (Agar Grübler). Kurve für NaCl.

Konzentration . . .	H_2O	0,1 n.	0,2 n.	0,5 n.	n.	2 n.
Sedimenthöhe . . .	1,00	0,87	0,84	0,79	0,77	0,77

Versuch 20 (Agar Grübler). Kurve für $NaNO_3$.

Konzentration . . .	H_2O	0,1 n.	0,2 n.	0,5 n.	n.	2 n.
Sedimenthöhe . . .	1,00	0,925	0,94	0,935	0,96	1,07

Fig. 6.

Die Agarsorten zeigen einen deutlichen Unterschied. Die Kurven für Kahlbaumschen (*K.*) Agar liegen stets tiefer als die entsprechenden Kurven für Grüblerschen (mit *Gr.* bezeichnet). Fig. 6 zeigt diese Verhältnisse sehr deutlich.

Versuch 21 (Agar Grübler). Kurve für KCNS.

Konzentration . . .	H_2O	0,1 n.	0,2 n.	0,5 n.	n.	2 n.
Sedimenthöhe . . .	1,00	0,90	0,89	0,92	1,15	1,77

Versuch 22 (Agar Grübler). Kurve für KNO_3.

Konzentration . . .	H_2O	0,1 n.	0,2 n.	0,5 n.	n.	2 n.
Sedimenthöhe . . .	1,00	0,925	0,875	0,875	0,875	0,93

Versuch 23 (Agar Grübler). Kurve für KCl.

Konzentration . . .	H_2O	0,1 n.	0,2 n.	0,5 n.	n.	2 n.
Sedimenthöhe . . .	1,00	0,90	0,83	0,795	0,74	0,70

Versuch 24 (Agar Grübler). Kurve für K_2SO_4. Dieses Salz ist weniger in Wasser löslich. Die Kurve kann daher nur bis zur n-Lösung verfolgt werden.

Konzentration . . .	H_2O	0,1 n.	0,2 n.	0,5 n.	n.
Sedimenthöhe . . .	1,00	0,88	0,84	0,755	0,65

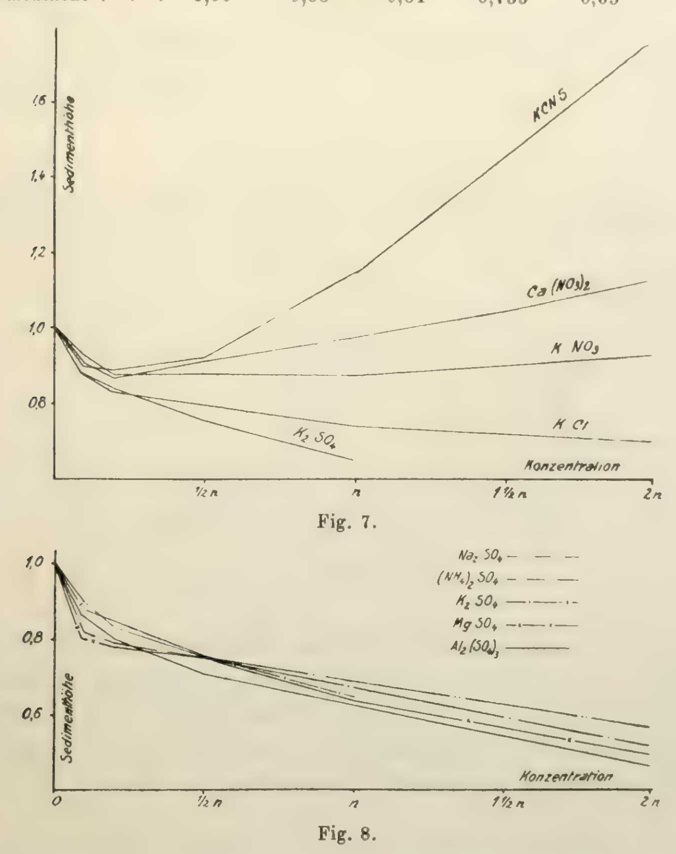


Fig. 7.

Fig. 8.

Die Kurven der verschiedenen Kalisalze sind auf Fig. 7 graphisch dargestellt. Sie zeigen wiederum die lyotrope Reihe.

Die Kationenwirkung ist lange nicht so deutlich wie diejenige der Anionen. Es wurden noch die Kurven für $Ca(NO_3)_2$ (s. Fig. 7), $(NH_4)_2SO_4$, $MgSO_4$ und $Al_2(SO_4)_3$ bestimmt und die Kurven der verschiedenen Sulfate auf Fig. 8 dargestellt. Man vergleiche auch die Kurven von KCl und NaCl, wie auch diejenigen von KNO_3, $NaNO_3$ und $Ca(NO_3)_2$ miteinander (Fig. 6 und 7).

Versuch 25 (Agar Grübler). Kurve von $Ca(NO_3)_2$.

Konzentration . . .	H_2O	0,05 n.	0,1 n.	0,2 n.	0,5 n.	n.	1,5 n.	2 n.
Sedimenthöhe . . .	1,00	0,945	0,905	0,865	0,91	0,975	1,045	1,13

Versuch 26 (Agar Grübler). Kurve von $(NH_4)_2SO_4$.

Konzentration . . .	H_2O	0,1 n.	0,2 n.	0,5 n.	n.	2 n.
Sedimenthöhe . . .	1,00	0,82	0,79	0,75	0,67	0,52

Versuch 27 (Agar Grübler). Kurve von $MgSO_4$.

Konzentration . . .	H_2O	0,1 n.	0,2 n.	0,5 n.	n.	2 n.
Sedimenthöhe . . .	1,00	0,80	0,78	0,75	0,64	0,50

Versuch 28 (Agar Grübler).

Kurve von $Al_2(SO_4)_3$. Dieses Salz wird stark hydrolytisch gespalten, so daß die Lösung sauer reagiert und etwas durch das sich ausscheidende $Al(OH)_3$ getrübt ist.

Konzentration . . .	H_2O	0,1 n.	0,2 n.	0,5 n.	2 n.
Sedimenthöhe . . .	1,00	0,86	0,80	0,71	0,47

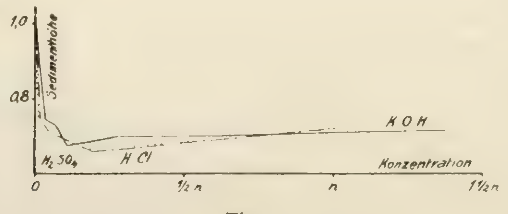


Fig. 9.

Der Vollständigkeit halber wurden schließlich noch die Wirkung von Säuren und Laugen geprüft und häufig angewandte Aufhellungs- und Fixierungsmittel, wie Glyzerin, Chloralhydrat, Alkohol, Formol und außerdem noch Traubenzucker untersucht. Die ersteren sind in Fig. 9 graphisch dargestellt, die letzteren in Fig. 10.

Versuch 29 (Agar Kahlbaum). Kurve von HCl.

Konzentration . . .	H_2O	0,02 n.	0,04 n.	0,25 n.	n.
Sedimenthöhe . . .	1,00	0,75	0,71	0,67	0,72

Versuch 30 (Agar Grübler). Kurve für H_2SO_4.

Konzentration . . .	H_2O	0,003 n.	0,007 n.	0,015 n.	0,030 n.	0,055 n.
Sedimenthöhe . . .	1,00	0,86	0,81	0,73	0,71	0,66
		0,14 n.	0,27 n.	0,41 n.	0,55 n.	
		0,665	0,67	0,68	0,69	

Versuch 31 (Agar Kahlbaum).

Kurve von KOH. Der Agar verfärbt sich in alkalischer Lösung gelb.

Konzentration . . .	H_2O	0,03 n.	0,06 n.	0,11 n.	0,28 n.	0,56 n.	0,84 n.	1,4 n.
Sedimenthöhe . . .	1,00	0,75	0,73	0,68	0,70	0,70	0,71	0,715

Versuch 32 (Agar Kahlbaum). Traubenzucker.

Konzentration . . .	H_2O	$^1/_{20}$ m.	$^1/_8$ m.	$^1/_4$ m.	$^1/_2$ m.	$^3/_4$ m.	m.
Sedimenthöhe . . .	1,00	1,00	0,99	0,995	0,99	0,99	0,98

Die Lösungen wurden in Mol. berechnet. Bei der graphischen Darstellung sind aber auf der Abszisse $^0/_0$ aufgetragen; die Umrechnung ist einfach auszuführen, da eine m.-Lösung einer 18 $^0/_0$ entspricht.

Versuch 33 (Agar Kahlbaum).

Glyzerin. Die $^0/_0$ drücken den Gehalt an käuflichem konzentrierten Glyzerin aus.

Konzentration . . .	H_2O	2 $^0/_0$	4 $^0/_0$	8 $^0/_0$	16 $^0/_0$	24 $^0/_0$	40 $^0/_0$
Sedimenthöhe . . .	1,00	0,97?	1,01	1,03	1,04	1,05	1,07

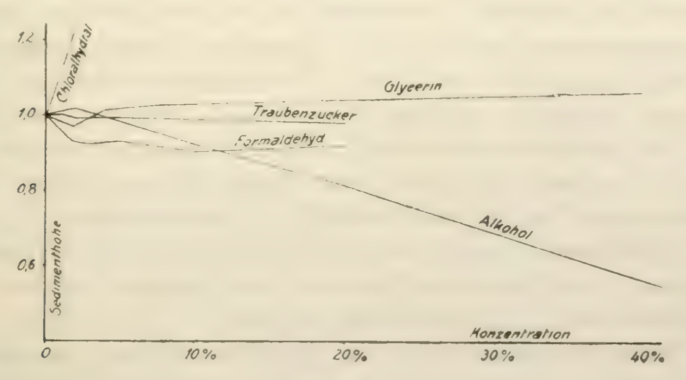


Fig. 10.

Versuch 34 (Agar Kahlbaum). Alkohol.

Konzentration . . .	H_2O	1 $^0/_0$	2 $^0/_0$	4 $^0/_0$	10 $^0/_0$	20 $^0/_0$	50 $^0/_0$	97 $^0/_0$
Sedimenthöhe . . .	1,00	1,01	1,015	0,995	0,925	0,81	0,45	0,20

Versuch 35 (Agar Kahlbaum). Formaldehyd.

Konzentration . . .	H_2O	$^1/_2$ $^0/_0$	2 $^0/_0$	3 $^0/_0$	5 $^0/_0$	10 $^0/_0$	20 $^0/_0$
Sedimenthöhe . . .	1,00	0,985	0,93	0,92	0,93	0,905	0,92

Versuch 36 (Agar Kahlbaum). Chloralhydrat.

Konzentration . . .	H_2O	2 $^0/_0$	20 $^0/_0$
Sedimenthöhe . . .	1,00	1,23	nicht abgesetzt (Lösung).

Weiter wurden diese Untersuchungen vorläufig nicht verfolgt, da sie von der hier behandelten Fragestellung zu weit abgeführt hätten.

Bevor ich zur Besprechung der Membranquellung zurückkehre, seien mir einige Worte über die Agarquellung im allgemeinen erlaubt, da die hier angeführten Versuche stark von den bisher bekannten Tatsachen abweichen:

Zwischen der Einwirkung der Salze auf die Erstarrungstemperatur einerseits und auf die Quellung andererseits besteht ein gewisser Zusammenhang. Wir sahen, daß Sulfate die Erstarrungstemperatur äußerst stark erhöhen und gleichzeitig stark entquellend wirken. Dasselbe gilt auch, nur in geringerem Maße, für NaCl. Bei Nitraten sahen wir bei hohen Konzentrationen eine Herabsetzung der Erstarrungstemperaturen und in Übereinstimmung damit eine Quellungsförderung. Von einem weitgehenden Parallelismus kann aber nicht die Rede sein. Wenn auch die Werte bei geringen Konzentrationen vielleicht nicht ganz genau sind, so sieht man doch besonders bei höheren Konzentrationen, daß die Erhöhung der Erstarrungstemperatur von 1—5 % Agargallerte immer proportional der NaCl-Konzentration steigt. Die Quellungskurve in NaCl-Lösungen steigender Konzentration dagegen kommt ihrer Form nach der Adsorptionsisotherme, also einer Exponentialkurve sehr nahe. Eine ebenso wenig genaue Übereinstimmung zeigen auch die Kurven für Na_2SO_4 und für $NaNO_3$. Letztere zeigt z. B. schon von 0,2 n-Konzentrationen an eine Herabsetzung der Erstarrungstemperatur; eine quellende Wirkung kann dagegen erst bei Konzentrationen über 0,5 n festgestellt werden.

Viskositätsbestimmungen an Agarsolen haben vor kurzem Kruyt und de Jong (1922) ausgeführt, worauf Herr Prof. Wo. Ostwald die Liebenswürdigkeit hatte, mich aufmerksam zu machen. Sie kommen zu dem interessanten Ergebnis, daß ein entquellender Elektrolyt, z. B. $MgSO_4$, zweierlei bewirkt: „die zunächst zugefügten Milliäquivalente wirken entladend, ganz wie bei Suspensoiden und der Valenz des $Mg^{\cdot\cdot}$-Ions gemäß. Die weiter hinzugefügte Menge wirkt dehydratierend der lyotropen Stellung des Ions entsprechend“ (S. 261). In beiden Fällen zeigt die Viskositätskurve einen steilen Abfall. Bei nicht entquellenden Salzen, wie z. B. $MgCl_2$, ist nur der erste Abfall vorhanden. Wir sehen also daraus, daß ein weitgehender Parallelismus zwischen Viskosität und Quellung nicht bestehen kann, da die Änderungen der Viskosität vielfach nur auf einer Veränderung der elektrischen Ladung beruhen.

Gehen wir zu den Quellungskurven selbst über, so sehen wir besonders bei höheren Konzentrationen ein deutliches Hervortreten

der Anionenreihe. Die Kationen zeigen dagegen eine viel weniger charakteristische Wirkung. Diese Befunde stimmen vollkommen mit den Beobachtungen an Gelatine und Eiweiß überein, was zu erwarten war, da ja die lyotrope Reihe unabhängig vom Quellkörper durch die Veränderung des Dispersionsmittels, d. h. des Wassers, unter dem Einfluß der Ionen zustande kommt.

Vergleichen wir die einzelnen Kurven untereinander, so sehen wir, daß anfangs sämtliche Salze sich mehr oder weniger gleichförmig verhalten, indem schon verhältnismäßig geringe Mengen eine starke Herabsetzung der Quellung hervorrufen. Eine weitere Konzentrationssteigerung hat geringere Wirkung. Die Kurven für die einzelnen Salze gehen aber allmählich immer weiter auseinander. Diejenige für Chloride bleibt fast horizontal, bei NO_3' und SCN' steigt sie immer mehr an, während bei SO_4'' sie weiter abfällt. Dieses Verhalten ist fast das Gegenteil von dem bei Gelatine gefundenen, da hier die meisten Salze wenigstens in geringen Konzentrationen eine quellungsfördernde Wirkung ausüben (vgl. Hofmeister, Ostwald, Lenk; Literaturangaben bei Höber, Freundlich, Eichwald und Fodor). Bei Stärke hat Sameč (1911, S. 123) die Lösungsquellung bei Gegenwart von Kristalloiden untersucht. Nach den von ihm gefundenen Kurven zu urteilen, dürfte Stärke ungefähr eine Mittelstellung zwischen Gelatine und Agar einnehmen. Ganz anders wie Gelatine verhält sich Agar-Agar auch Säuren und Laugen gegenüber. Eine geringe Abweichung vom Neutralitätspunkte auf die eine oder andere Seite bedingt schon eine starke Entquellung[1]).

Ohne näher auf die Theorien der Neutralsalzwirkung einzugehen,

---

1) Auf das verschiedene Verhalten von Gelatine und Agar bei Elektrolyteinwirkung haben bereits Mac Dougal und dessen Schüler (s. Mac Dougal, 1920) und Pietrkowski (Arch. f. exper. Pathol. u. Pharmakologie, 85, 300, 1920) hingewiesen. Pietrkowski bestimmte nach der Hofmeisterschen Methode die Quellung von Gelatine und Agarplättchen in $^1/_{10}$ und $^{1,2}/_{1000}$ mol. Lösungen von Chloriden der Alkali- und Erdalkalisalze. Eine etwas andere Methode benützte Mac Dougal, dessen Arbeiten ich erst während der Korrektur einsehen konnte. Er mißt die Dickenzunahme der Agarplatten bei der Quellung. Meist kam nur eine Konzentration (0,01 n) zur Untersuchung, wobei das Hauptgewicht auf die Wirkung verschiedener Säuren, Basen und Aminoderivate gelegt wurde. Verschiedene Konzentrationen wurden fast nur bei Agarplatten, die mit N-haltigen Substanzen (Proteinen, Gelatine usw.) gemischt waren, angewendet. Soweit ein Vergleich mit meinen Kurven möglich ist, stimmen die Resultate gut überein.

Für die entsprechenden Literaturangaben bin ich Herrn Prof. H. Fitting und Herrn Dr. Rawitscher zu Dank verpflichtet.

möchte ich doch betonen, daß dieses verschiedene Verhalten von Agar und Gelatine, die bei der Quellung in reinem Wasser keine prinzipiellen Unterschiede zeigen, eine genügende Erklärung in der verschiedenen chemischen Konstitution findet. Ganz allgemein wird jetzt angenommen, daß Eiweißstoffe, zu denen auch Gelatine gehört, sich Salzen gegenüber nicht indifferent verhalten, sondern daß zwischen ihnen eine Bindung, sei es eine chemische oder eine Adsorptionsbindung, stattfindet. Derartiges ist für Agar nicht bekannt und, da es sich um ein Kohlehydrat handelt, auch kaum anzunehmen[1]). Viel wahrscheinlicher ist es, daß Agar anderen chemischen Körpern gegenüber sich ziemlich indifferent verhält. Erst bei gleichzeitiger Einwirkung höherer Temperaturen treten nach Reidemeister (1908, S. 42) Veränderungen ein. Schon Reinke (a. a. O. S. 121) aber weist darauf hin, daß, wenn die Anziehungskraft der Mizellen zu den gelösten Stoffen größer ist als zum Wasser, eine quellungsfördernde Wirkung der Lösungen eintreten muß; wenn sie geringer ist, aber eine quellungshemmende. Ebenso führt auch Polányi (1914, S. 258) auf Grund des zweiten Wärmesatzes aus, daß quellungsfördernde Stoffe positiv, hindernde negativ adsorbiert werden. Allerdings gilt dieser Satz nur, wenn die Vorgänge reversibel sind, was bei Gallerten nicht in vollem Maße zuzutreffen braucht.

Wenn also Agar die Salze nicht adsorbiert, so ist in jeder Salzlösung eine quellungshindernde Wirkung zu erwarten. Die neuen Anschauungen der Lösungen nehmen ja eine wasserbindende Kraft der Salzionen an — eine Hydrophilie, die um so größer ist, je kleiner der Radius des Ions und je größer die Ladung ist, woraus dann direkt die Hofmeistersche Reihe folgt (vgl. Höber, Eichwald und Fodor).

Wir können also wieder wie Reinke, dessen theoretische Ausführungen uns ganz modern anmuten, von einer wasseranziehenden Kraft sprechen. Wenn die Salze nicht vom Quellkörper adsorbiert werden, so muß sich zwischen ihren Ionen und dem Quellkörper ein gewisser Antagonismus herausbilden, der dann zu einer geringeren Quellung führen wird. Da die Hydrophilie des SO_4'' am größten ist, so müssen die Sulfate auch am stärksten, die anderen Anionen dagegen etwas schwächer entquellend wirken. Dank der positiven

1) Ganz so einfach scheinen die Verhältnisse nach den neueren Untersuchungen von Sameč (Kolloidchem. Beihefte, **16**, 285, 1922) bei Agar nicht zu liegen. Diese Arbeit konnte aber hier nicht mehr berücksichtigt werden. Vgl. dazu auch Kruyt (1922).

Adsorption bei Gelatine werden dort die Verhältnisse natürlich ganz anders liegen. Sobald aber Agar und Gelatine sich einem dritten Körper gegenüber gleich indifferent verhalten, und das scheint z. B. bei Alkohol der Fall zu sein, so zeigen die Quellungskurven sofort eine vollkommene Übereinstimmung.

Damit will ich diese theoretischen Betrachtungen schließen, hoffe aber, daß sie gezeigt haben, daß eine genauere Untersuchung der Quellungsgesetze bei Agar vielleicht noch zu wichtigen Ergebnissen führen kann.

Zu jedem Versuch wurde lufttrockenes Agarpulver genommen; denn die Quellungsvorgänge scheinen bei Agar nicht vollkommen reversibel zu sein. In besonders hohem Maße gilt das für Agargallerte, die ja über das Quellungsmaximum hinaus Wasser enthält, also einer unterkühlten Lösung in gewissen Beziehungen gleichzustellen ist. Weder quellungsfördernde Stoffe wie Chloralhydrat, noch hemmende rufen eine merkliche Wirkung hervor. Selbst Alkohol absolutus bewirkt, wie schon Bütschli (1896, S. 8) beobachtete, keine Schrumpfung. Festes Salz entzog der Gallerte etwas Wasser und löste sich auf, die Lösung diffundierte dann aber in die Gallerte hinein. Dieser Versuch erinnert an die Beobachtung von Göbel (1893, S. 236): Werden Hohlzylinder aus Agargallerte mit Salzlösung gefüllt und in Wasser gestellt, so bemerkt man, daß das Niveau im Zylinder anfangs steigt, dann mit der Zeit sich aber wieder ausgleicht, wobei die Salze in der Außenlösung ziemlich bald nachgewiesen werden können. Ebenso verhalten sich Zucker und Glyzerin. Die Versuche deuten auf eine im Vergleich mit der Diffusion der gelösten Stoffe rasche Wasserbewegung in Gallerte hin. Die Irreversibilität der Quellungsvorgänge fand auch Kotte bei der *Chaetomorpha*-Membran.

3. Das Verhalten von Algenmembranen gegenüber Elektrolyten im Vergleich zu den an Agar gewonnenen Resultaten.

Die Versuche mit Agar ergaben ein wesentlich anderes Bild der Beeinflussung der Quellung durch Elektrolyte, als die bisher bekannten Versuche mit Gelatine. Dieser Unterschied muß in erster Linie durch die verschiedene chemische Konstitution der beiden Quellkörper bedingt werden. Bevor wir daher zur Membranquellung bei Algen übergehen, müssen wir versuchen, wenigstens ungefähr die chemische Beschaffenheit der Algenmembranen zu

bestimmen, um festzustellen, ob ein Vergleich mit Agar erlaubt ist. Folgende Versuche wurden sämtlich mit in Alkohol fixiertem Material ausgeführt.

Die mikrochemische Untersuchung zeigte, daß die Gallerte der *Bangia*-Membran zu der Gruppe der Pektinstoffe gehört. Sie ergab folgende Reaktionen: 1. mit Jod-Jodkalium, Jod und H_2SO_4 oder Chlorzinkjod — keine Färbung, 2. Kupferoxydammoniak löst nicht, 3. die Pektinfarbstoffe wie Safranin, Rutheniumrot und Methylenblau dagegen zeigen starke Färbung. Besonders charakteristisch ist der violette Ton, den die Membran mit letzterem annimmt, während der Zellinhalt rein blau gefärbt ist. 4. Nach Kochen mit 2% HCl und später 2% KOH werden die Membranen bis auf die Kutikula und die festeren Zwickel vollkommen zerstört. 5. 20% KOH ruft keine Veränderung hervor, dagegen tritt in konz. H_2SO_4 eine so starke Quellung der inneren Schichten ein, daß alle Zellen am angeschnittenem Ende herausgepreßt werden und nur die leeren resistenten Kutikulaschläuche verbleiben; ist der Faden aber unversehrt, so vergrößert sich der Durchmesser um das 3—4fache. Beim Kochen in Wasser lösen sich die inneren Schichten, wie es scheint, zum Teil auf. Die äußeren Membranstoffe verhalten sich den Farbstoffen gegenüber indifferent und werden auch durch Sudan III nicht gefärbt. Sie zeichnen sich durch große Resistenz aus. Alle diese Reaktionen zeigen eine gute Übereinstimmung mit dem Interzellularschleim der Rhodophyceen, besonders dem Carraghenschleim (vgl. Tschirch a. a. O.); da aber auch Agar zum größten Teil aus der zur Pektingruppe gerechneten Gelose besteht, so steht die *Bangia*-Membran jedenfalls dem Agar, der ja auch aus Rhodophyceen gewonnen wird, sehr nahe.

Genau dasselbe Verhalten zeigte *Porphyra.*

Bei den Rhodophyceen waren einige Unterschiede zu bemerken. Bei *Chondrus crispus* ist die Interzellularsubstanz als Schleim vorhanden. Die sekundären Lamellen dagegen, die das Protoplasma ausscheidet, zeigen zum Teil Zellulosereaktionen, indem sie mit Chlorzink-Jod Blaufärbung geben. Tschirch (a. a. O.) gibt an, daß dasselbe auch mit Jod-Jodkalium nach längerem Liegen eintritt. Die Interzellularsubstanz, die wahrscheinlich auch in erster Linie die Quellung hervorruft, zeigt diese Reaktion nicht und verhält sich gegen die Pektinfarbstoffe wie die *Bangia*-Membran. Auch bei *Polysiphonia* sind es im wesentlichen die inneren Schichten der älteren Zellen, die Zellulosereaktion geben; aber im Gegensatze

zu *Chondrus* läßt sich keine scharfe Grenze zwischen den äußeren und inneren Schichten ziehen. Die an dem unteren Fadenende und der inneren Schicht zuerst einsetzende Blaufärbung mit Chlorzink-Jod schreitet allmählich zur Spitze des Fadens einerseits und zu den peripheren Membranschichten andererseits vor. Die ganz jungen Zellen und die Haargebilde geben sie nicht. Übereinstimmend damit fand Tobler (1909), daß die jungen Sproßenden im allgemeinen stärker quellen als die Membran der älteren Zellen.

Dasselbe trifft mehr oder weniger bei den meisten untersuchten Rotalgen zu, so daß wir eine bestimmte chemische Abweichung der Sekundär-Lamellen von den Primär-Lamellen wahrnehmen können, die mit zunehmendem Alter der Zelle fortschreitet.

Etwas anders verhielt sich nur *Rhodochorton floridulum.* Hier färbten sich alle Membranen bis zur Spitze hinauf mit Chlorzink-Jod gleichmäßig blau; nur die stark gequollenen Membranen der Tetrasporen blieben farblos. Mit Methylenblau bekam man die reine Blaufärbung wie bei Zellulosemembranen, nicht die violette Färbung des Schleims und der *Bangia*-Membran. Ob es sich aber hier bei *Rhodochorton* um richtige Zellulosewände handelt, erscheint fraglich, da eine Lösung in Kupferoxyd-Ammoniak nicht zu beobachten war. Das Fehlen der sich negativ zu Chlorzink-Jod verhaltenden Membranschichten bei *Rhodochorton* geht, wie es scheint, Hand in Hand mit dem Fehlen einer Membranquellung. Wenigstens war es die einzige von den von mir untersuchten Rotalgen, bei der die Membran in 70 % Alkohol nicht gequollen war, so daß das Plasma sich bis auf die beiden Enden, wo sich die Tüpfel befinden, von der Membran losgelöst hatte.

Die Membran von *Chaetomorpha melagonium*, die von Kotte untersucht worden ist, zeigte ebenfalls mit Chlorzink-Jod keine Färbung und mit Methylenblau einen violetten Ton. In Kupferoxydammoniak löste sie sich nicht. In destilliertem Wasser oder schwachen Säuren verschleimt die Membranzwischensubstanz nach Kotte vollkommen.

Wir sehen also, daß die quellbare Substanz in den Algenmembranen chemisch dem Agar ähnlich zu sein scheint. Ein Vergleich der von mir erhaltenen Quellungskurven für Agar mit denjenigen von Kotte für die *Chaetomorpha*-Membran gefundenen ist demnach gestattet.

Schon eine flüchtige Gegenüberstellung der bei Kotte abgebildeten Kurven mit den Quellungskurven von Agar zeigt die große

prinzipielle Übereinstimmung. Alle Kurven verlaufen im scharfen Gegensatz zu Gelatine sofort steil herunter und nähern sich dann allmählich der Horizontalen. Die Anionenreihe ist bei Agar genau dieselbe wie bei der *Chaetomorpha*-Membran. Die Kationenreihe, die lange nicht so ausgeprägt ist, zeigt einige unerhebliche Abweichungen. Daneben machen sich einzelne Unterschiede bemerkbar, die aber zum größten Teil auf der verschiedenen Versuchsanordnung und dem ungleichen Material beruhen dürften, da ja Kotte von einer mit Meerwasser imbibierten Membran ausging und die Quellungsgröße nach 3 Stunden bestimmte. Die wichtigsten Unterschiede sind folgende: Die Nitrate zeigten bei Agar bei höheren Konzentrationen immer eine quellungsfördernde Wirkung, bei Kotte fallen sie bis zum Schluß ab und $NaNO_3$ zeigt in der Nähe des Sättigungsgrades sogar einen plötzlichen Abfall. Kotte fand eine abweichende Wirkung des Seewassers im Vergleich zu einer NaCl-Lösung; ich konnte dieses für Seesalz nicht bemerken. Es wäre möglich, daß bei der Gewinnung des Seesalzes gewisse Veränderungen vorgegangen sind, die diese Differenz bedingen. Rohrzucker hat auf Agar kaum einen Einfluß, wirkt dagegen nach Kotte entquellend. Bei *Chaetomorpha* zeigte die Membran Laugen gegenüber genau dasselbe Verhalten, Säuren dagegen wirkten stark quellend. Alles in allem kann man sagen: Die Unterschiede, die Kotte der Gelatine gegenüber fand, beruhen nicht auf den morphologischen Verschiedenheiten des Untersuchungsmaterials, sondern werden durch die andere chemische Zusammensetzung bedingt; denn mit Agar-Agar zeigt die *Chaetomorpha*-Membran eine gute Übereinstimmung.

4. Mechanismus der *Bangia*-Zelle.

Wir haben bei einer *Bangia*-Zelle folgende Teile zu unterscheiden:

1. Die Kutikula und die äußeren festen Membranschichten, die ziemlich unveränderlich sind und das Volumen der ganzen Zelle bestimmen.
2. Die quellbaren inneren Membranschichten, für welche die Quellungsgesetze in Lösungen gelten (vgl. die Versuche mit Agar).
3. Den Protoplasten, der, nach innen und außen durch eine semipermeable Membran abgetrennt, den Quellungsgesetzen in reinem Wasser folgt (vgl. Katz).

4. Den Zellsaft, der sich in einer oder mehreren Vakuolen befindet und für den das Proportionalitätsgesetz bei Plasmolyse gilt (vgl. Höfler).

Liegt die Zelle in Meerwasser, so herrscht Gleichgewicht: der Zellsaft muß denselben osmotischen Wert wie das Seewasser haben, der Protoplast dieselbe relative Dampfspannung. Dadurch würde das Volumen des Zellinhaltes bestimmt, wenn er frei in Seewasser schwebte. Die volle Raumentfaltung wird aber durch die Membran verhindert. Es kommt schließlich eine Gleichgewichtslage zustande, bei der die elastische Spannung der Kutikula gleich dem Quellungsdruck der inneren Membranschichten und gleich dem Turgordruck des Zellinhaltes ist. Letzterer wird wiederum gleich dem Quellungsdruck des Protoplasten und ebenso gleich dem osmotischen Druck des Zellsaftes sein, der durch die Differenz zwischen dem osmotischen Wert des Zellsaftes und des Seewassers bedingt wird. Alle diese Druckkräfte werden in Seewasser nicht sehr bedeutend sein; daß sie aber vorhanden sind, sieht man daraus, daß die quellbaren Schichten der Membran nicht ihr Quellungsmaximum erreichen, denn nach Aufhebung des Turgors quellen sie noch stark auf. Wenn wir die genaue Kurve für den Quellungsdruck dieser Schichten hätten, so könnten wir aus der Membrandicke sofort die Größe des Turgors ablesen.

In gesättigter NaCl-Lösung ist der Turgor gleich Null, denn nach Entfernung des Zellinhaltes quillt die Membran nicht weiter auf; sie hat also ihr Quellungsmaximum erreicht. Sehr gesteigert ist er dagegen in Regenwasser. Wir sehen es schon aus dem Umstande, daß die Membran zu einer weitgehenden Entquellung gebracht wird, obgleich die Übertragung aus Seewasser in reines Wasser eine beträchtliche Steigerung des Quellungsdruckes bedingen muß, da ja das Quellungsmaximum, das bei Agar gefunden wurde, in reinem Wasser fast doppelt so groß ist, wie in Seewasser (nach den Versuchen von Kotte sogar sehr viel mehr).

Ich glaube, aus diesen Ausführungen geht auch ohne weiteres hervor, daß der Quellungsdruck des Protoplasten nicht einen Teil des Turgordruckes bedingen kann (vgl. Pfeffer, 1897, Höber, 1922, S. 395), sondern daß er der Größe nach dem Turgordruck gleich sein muß.

Die quellbaren Membranschichten, die sonst bei den meisten Pflanzen fehlen, erlauben dem Protoplasten erhebliche Volumveränderungen auszuführen, ohne daß Plasmolyse eintritt und ohne

daß die Elastizität der Membran eine zu große zu sein braucht. Wie wichtig das aber ist, sieht man, wenn man bedenkt, daß der osmotische Druck von gesättigter NaCl-Lösung gegen reines Wasser 368 Atmosphären beträgt und die Alge diesen Extremen fortwährend ausgesetzt ist[1]). Die Volumveränderungen werden dann nochmals durch das Fehlen von großen Vakuolen in möglichst geringen Grenzen gehalten. In diesen zwei Erscheinungen: dem Fehlen großer Vakuolen und dem Vorhandensein von inneren quellbaren Membranschichten können wir eine Anpassung der *Bangia*-Zelle an die starken Konzentrationsänderungen suchen, um so mehr als genau dieselben Erscheinungen Fritsch (1922) bei einer ökologisch sehr ähnlichen Gruppe, den Landalgen, bei Vertretern der verschiedensten Gattungen gefunden hat.

Es ist wohl anzunehmen, daß eine bei jedem Konzentrationswechsel oder beim Austrocknen eintretende Plasmolyse eine schädigende Wirkung auf die Zelle ausüben wird, worauf schon Pfeffer (1892a, S. 307) aufmerksam macht. Jedenfalls ist es falsch, die ökologische Bedeutung des Schleims in seiner wasserbindenden Kraft zu suchen. Wir sahen ja, daß der größte Teil des Wassers von Quellkörpern relativ leicht abgegeben wird und nur ein kleiner Teil fest gebunden ist. Auch bei Xerophyten spielt der Schleim gegenüber den Einrichtungen, die die Transpiration herabsetzen, nicht die geringste Rolle; so fand Schröder (1886, S. 3), daß frische lebende Sprosse von *Opuntia* mit unvernarbter Schnittfläche nach 7 Tagen im Exsikkator nur 5 % ihres Wassergehaltes verloren, dagegen geschält 93,9—95,4 %[2]).

5. Quellungsdruck und osmotischer Druck.

Aus den oben behandelten Tatsachen läßt sich eine wichtige theoretische Schlußfolgerung ziehen, auf die ich zum Schluß noch etwas genauer eingehen will.

Nehmen wir eine gewöhnliche plasmolysierte Pflanzenzelle. Gleichgewicht tritt ein, sobald die relativen Dampfspannungen des gequollenen Protoplasten, der Außenlösung und des Zellsaftes sich

1) Näheres über einige durch den extremen Konzentrationswechsel bedingte Erscheinungen bei *Bangia* siehe in meiner kurzen Abhandlung „Zur Biologie der *Bangia fusco-purpurea* Lyngb.“ (Flora, N. F., **16**, 1923).

2) Nach Renner (1915, S. 647) könnte die Vergrößerung des Filtrationswiderstandes für Wasser durch Schleimmembranen ökologisch von Bedeutung sein.

ausgeglichen haben. Der osmotische Druck der Außenlösung und des Zellsaftes, sowie auch der Quellungsdruck des Protoplasmas wird in diesem Falle gleich Null sein. Die Saugkraft ist bei allen gleich und wird ihren Maximalwert annehmen (Über die Terminologie s. Ursprung und Blum, 1920, S. 202). Übertragen wir jetzt die Zelle in Wasser und sorgen wir dafür, daß der Zellinhalt sein Volumen nicht verändert, so kann kein Wasser aufgenommen werden. Die ganze Saugkraft wird jetzt als Quellungsdruck des Plasmas und osmotischer Druck des Zellsaftes in Erscheinung treten. Die Saugkraft des Plasmas war vorher gleich derjenigen des Zellsaftes, infolgedessen muß auch der Quellungsdruck jetzt gleich dem osmotischen Druck sein. Plasma und Zellsaftvakuole werden ihre früheren Volumverhältnisse beibehalten. Die relative Dampfspannung ist dieselbe geblieben. Wir sehen also, daß bei ein und derselben relativen Dampfspannung der Quellungsdruck der Größe nach gleich dem osmotischen Druck ist, d. h. die Druckkurven für Quellungserscheinungen und osmotische Erscheinungen als Funktion der relativen Dampfspannung sind identisch — eine Schlußfolgerung, die unabhängig von der Natur des Quellungskörpers und der Lösung Gültigkeit haben muß, und die, so weit mir bekannt, noch nicht ausgesprochen worden ist. Dieses Ergebnis kann an und für sich nicht befremdend wirken, da die relative Dampfspannung uns die Kraft anzeigt, mit der ein Quellkörper resp. eine Lösung das Wasser festhält oder aufzunehmen bestrebt ist.

Wie stimmt nun dieses Ergebnis mit den praktischen Erfahrungen überein? Für die Abhängigkeit des osmotischen Druckes von der relativen Dampfspannung besteht folgende Gleichung:

$$P = \frac{1000\,s \cdot 0{,}821 \cdot T}{M_0} \cdot \ln \frac{p_0}{p},$$

wo P der osmotische Druck einer Lösung mit der Dampfspannung p ist; p_0, s und M_0 die Dampfspannung, das spezifische Gewicht und das Molekulargewicht des Lösungsmittels und T die absolute Temperatur bedeuten. $\frac{p}{p_0}$ wird also die relative Dampfspannung sein. Nehmen wir als Lösungsmittel Wasser und setzen wir T = 290 (17_0 C), so ist

$$P = 1320 \cdot \ln \frac{1}{h} \text{ oder } P = -1320 \ln h.$$

Für die Berechnung des Quellungsdruckes führt Katz die Gleichung $P = -\frac{1}{v_0} RT \ln h$ an (Katz, 1918, S. 106) und findet für den Wert von P in Atmosphären bei 17° C annäherungsweise $P = -1200 \ln h$. Wir sehen also tatsächlich, daß die beiden Gleichungen identisch sind. Die geringe Differenz in den Konstanten erklärt sich leicht aus der nur annähernden Gültigkeit der Formeln.

Die Druckkurve ist also eine logarithmische Funktion von der relativen Dampfspannung.

Der hier gemachten Feststellung kommt eine große praktische Bedeutung für die Berechnung der Druckwerte zu. Die Bestimmung des osmotischen Druckes bei hohen Konzentrationen, d. h. also bei niedriger relativer Dampfspannung, stößt auf sehr große Schwierigkeiten, da es schwer ist, eine entsprechende semipermeable Membran anzufertigen. Man wird also in diesem Falle vielleicht praktischer den Quellungsdruck bestimmen. Die erhaltenen Werte sind dann direkt auch für den osmotischen Druck bei derselben relativen Dampfspannung gültig. Die niederen Werte lassen sich vielleicht umgekehrt für den osmotischen Druck genauer bestimmen und können auf die stark gequollenen Körper angewandt werden. Ist die P-h-Kurve (Druck-relative Dampfspannung) einmal genau bestimmt, so gilt sie für alle Quellkörper und alle Lösungen. Man braucht dann nur die leichter bestimmbare relative Dampfspannung festzustellen, um daraus mit größter Genauigkeit den Quellungs- resp. osmotischen Druck zu berechnen.

Zusammenfassung.

Vorliegende Untersuchungen sind an einer kleinen Alge von geringer praktischer Bedeutung ausgeführt worden. Da wir es aber immerfort mit allgemeinen Quellungsgesetzen zu tun hatten, so haben die Ausführungen auch eine allgemeine Bedeutung. Was für *Bangia* gilt — gilt für die Pflanzenzelle überhaupt, wenn auch durch den verschiedenen Bau im Einzelfalle kleinere oder größere Unterschiede vorkommen werden. Aus diesem Grunde hielt ich es für nützlich, diese Erscheinungen nach Möglichkeit in allen Einzelheiten zu verfolgen.

Indem ich auf die am Anfang der Arbeit S. 147—152 gegebene kurze Übersicht verweise, führe ich hier nur folgende Ergebnisse an:

1. Das Volumen des Plasmas bleibt bei Plasmolyse nicht konstant, sondern es tritt eine mit steigender Konzentration zunehmende Entquellung ein.

2. Die Quellungskurve des Plasmas zeigt eine vollkommene Übereinstimmung mit der für unorganisierte Quellkörper durch Katz gefundenen (s. Fig. 2). Diese Tatsache berechtigt uns, die mit toten Körpern erhaltenen Ergebnisse auch auf lebendes Plasma zu verallgemeinern.

3. Der Turgordruck einer Zelle ist zahlenmäßig gleich dem Quellungsdruck des Plasmas und ebenso gleich dem osmotischen Druck des Zellsaftes. Der Plasmareichtum des Zellinhaltes spielt dabei keine Rolle.

4. Agar-Agar, das den Algenmembranen chemisch nahe steht, zeigt im Vergleich zu Gelatine bei der Einwirkung von Elektrolyten ein prinzipiell anderes Verhalten. Alle untersuchten Elektrolyte bewirken in geringen Konzentrationen eine starke Entquellung. Bei höheren Konzentrationen tritt die lyotrope Reihe deutlich hervor.

5. Es ist anzunehmen, daß dieser Gesetzmäßigkeit eine allgemeinere Bedeutung für die Quellungserscheinungen zukommt, während die Verhältnisse bei Gelatine durch die Ionisation sekundär kompliziert werden.

6. Die Druckkurven für osmotische Erscheinungen und für die Quellung als Funktion der relativen Dampfspannung (P-h-Kurven) sind identisch.

Heidelberg, Botanisches Institut
im September 1922.

Literaturnachweis.

1906. Bechhold und Ziegler, Die Beeinflußbarkeit der Diffusion in Gallerten. Zeitschr. f. phys. Chemie, 56.

1882. Berthold, Die Bangiaceen des Golfes von Neapel. Fauna und Flora des Golfes von Neapel, VIII Monogr.

1896. Bütschli, Über den Bau quellbarer Körper. Abhandl. d. Königl. Ges. d. Wiss. zu Göttingen, 40.

1895. Drevs, Die Regulationen des osmotischen Druckes in Meeresalgen usw. Mecklenburg. Arch. Naturg. Dissertation Rostock.

1919. Eichwald und Fodor, Die phys.-chem. Grundlagen der Biologie.

1914. Findlay, Der osmotische Druck. Deutsche Ausgabe von Szivessy.

1895. Fischer, Untersuchungen über Bakterien. Jahrb. f. wiss. Bot., 27.

1915. Fitting, Untersuchungen über die Aufnahme von Salzen in die lebende Zelle. Jahrb. f. wiss. Bot., 56.

1917. Derselbe, Unters. über isotonische Koeffizienten. Jahrb. f. wiss. Bot., 57.

1922. Freundlich, Kapillarchemie.

1922. Fritsch, The moisture relations of terrestrial algae I. Annales of Bot., 36.

1918. Fürth und Bubanowicz, Untersuchungen über die Diffusion von Elektrolyten in Gallerte. Biochem. Zeitschr., 90.

1893. Göbel, Pflanzenbiologische Schilderungen II.

1922. Hansteen-Cranner, Zur Biochemie und Physiologie der Grenzschichten lebender Pflanzenzellen. Meldinger fra Norges Landbruksscb., Bd. 2.

1922. Höber, Physikalische Chemie der Zelle und der Gewebe, 5. Aufl.

1918. Höfler, Eine plasmolytisch-volumetrische Methode z. Best. d. osmotischen Wertes d. Pflanzenzellen. Kais. Akad. d. Wiss. Wien, 95.

1890. Hofmeister, Untersuchungen über den Quellungsvorgang. Arch. f. experim. Pathologie, 27.

1891. Derselbe, Die Beteiligung gelöster Stoffe an Quellungsvorgängen. Arch. f. experim. Pathologie, 28.

1888. Janse, Die Permeabilität des Protoplasma. Versl. en Meded. d. Konikl. Akad. d. Wetensch., 3[de] Reeks, Deel IV. Vorl. Mitteil. Bot. Centralbl., 32, 1887.

1921a. Kahho, Ein Beitrag zur Permeabilität des Pflanzenplasmas für Neutralsalze. Biochem. Zeitschr., 123.

1921b. Derselbe, Zur Kenntnis der Neutralsalzwirkung auf Pflanzenplasma. Biochem. Zeitschr., 120.

1918. Katz, Die Gesetze der Quellung. Kolloidchem. Beihefte, 9.

1921. Knoevenagel, Über die Natur der Quellungsvorgänge. Kolloidchem. Beihefte, 13.

1914. Kotte, Turgor und Membranquellung bei Meeresalgen. Wissensch. Meeresunters., N. F., Bd. 17.

1922. Kruyt und de Jong, Kapillarelektrische Erscheinungen an lyophilen Solen. Zeitschr. f. physik. Chemie, 100.

1922. Kruyt, Die Stabilitätsverhältnisse bei lyophilen Kolloiden. Kolloid-Zeitschrift, Heft 6.

1916. Lenk, Die Bedeutung der Elektrolyte für Quellungsprozesse. Biochem. Zeitschr., 77.

1909a. Lepeschkin, Über die Permeabilitätsbestimmung der Plasmamembran für gelöste Stoffe. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., 27.

1909b. Derselbe. Beihefte z. Bot. Centralbl., 24, Abt. I.

1910. Derselbe, Zur Kenntnis der Plasmamembran I und II. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., 28.

1920. Mac Dougal, Hydration and Growth. Carnegie-Institut. of Wash.

1905. Nell. Drud. Ann., 18.

1888. Noll, Die Farbstoffe der Chromatophoren von *Bangia fusco-purpurea* Lyngb. Arb. d. bot. Inst. Würzburg.

1892. Oltmanns, Über die Kultur und Lebensbedingungen der Meeresalgen. Jahrb. f. wiss. Bot., 23.

1906. Ostwald, Wo., Über feinere Quellungserscheinungen von Gelatine in Salzlösungen usw. Pflügers Archiv, 101.

1916. Derselbe, Die Bedeutung der Elektrolyte für Quellungsprozesse. Biochem. Zeitschr., 77.

1920. Ostwald, Wo., Kleines Praktikum der Kolloidchemie.
1898. Pascheles (Pauli), Versuche über Quellung II. Pflügers Arch., 71.
1892a. Pfeffer, Druck und Arbeitsleistung durch wachsende Pflanzen.
1892b. Derselbe, Studien zur Energetik der Pflanzen.
1897. Derselbe, Pflanzenphysiologie, Bd. I.
1914. Polányi, Adsorption, Quellung und osmotischer Druck von Kolloiden. Biochem. Zeitschr., 66.
1908. Reidemeister, Über den Einfluß von Säure- usw. zusatz auf die Festigkeit des Agars. Zeitschr. f. wiss. Mikroskop., 25.
1879. Reinke, Untersuchungen über die Quellung. Hansteins Abhandl., 4.
1912. Renner, Über die Berechnung des osmotischen Druckes. Biol. Centralbl., 32.
1915. Derselbe, Theoretisches und Experimentelles zur Kohäsionstheorie der Wasserbewegung. Jahrb. f. wiss. Bot., 56.
1911. Sameč, Die Lösungsquellung der Stärke bei Gegenwart von Kristalloiden. Kolloidchem. Beihefte, 3.
1886. Schröder, G., Über die Austrocknungsfähigkeit der Pflanzen. Dissert. Tübingen.
1922. Schröder, H., Über die Semipermeabilität von Zellwänden. Biolog. Centralbl., 42.
1904. Spiro, Über Lösung und Quellung von Kolloiden. Beitr. z. chem. Physiol., 5.
1922. Suessenguth, Untersuchungen über Variationsbewegungen von Blättern. Jena.
1913. Szücs, Über einige charakt. Wirkungen des Aluminiumions auf das Protoplasma. Jahrb. f. wiss. Bot., 52.
1909. Tobler, Fehlergröße einiger Fixierungsmethoden usw. Zeitschr. f. wiss. Mikroskopie.
1910 u. ff. Tschirch, Handbuch d. Pharmakognosie, Bd. II, 1.
1916. Ursprung und Blum, Zur Methode der Saugkraftmessung. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., 34.
1920. Dieselben, Dürfen wir die Ausdrücke osmotischer Wert, osmotischer Druck, Turgordruck, Saugkraft synonym gebrauchen? Biol. Centralbl., 40.
1889. Voigtländer, Über die Diffusion in Agargallerte. Zeitschr. f. physik. Chemie, 3.
1885. De Vries, Plasmolytische Studien über die Wand der Vakuolen. Jahrb. f. wiss. Bot., 16.

Über Beziehungen zwischen dem Vegetationspunkt und dem übrigen Pflanzenkörper bei Chara.

Von

Karl Bessenich.

Mit 14 Textfiguren.

Die strenge Gesetzmäßigkeit, mit der die Characeen ihren Pflanzenkörper aufbauen, hat seit ihrem Bekanntwerden (vgl. z. B. Bischoff, 1828; Vaucher, 1821 und Agardh, 1826) zahlreiche Botaniker zu näheren Untersuchungen gereizt. Die wesentlichsten Beiträge zur Kenntnis der Characeen verdanken wir Al. Braun, der die Anatomie, die Richtungsverhältnisse der Saftströme und die Systematik eingehend dargestellt hat. In neuerer Zeit sind außer den Goebelschen Aufzeichnungen vor allem die Abhandlungen von Giesenhagen, Kuczewski und Richter für die folgenden Ausführungen von Bedeutung gewesen. Goebel (1918) behandelt die Symmetrieverhältnisse und die Beeinflußbarkeit der Organbildung, Richter (1894) die Reaktionen der Characeen auf äußere Einflüsse. Im einzelnen werde ich den Zusammenhang mit den vorliegenden Untersuchungen im Laufe der Erörterungen je nach Bedarf herstellen.

In den angeführten Abhandlungen wurde die Frage, wieweit gesetzmäßige physiologische Beziehungen innerhalb des *Chara*-Organismus bestehen, naturgemäß mehrfach gestreift, aber niemals eingehend behandelt. Wenn dieses Problem nun in der vorliegenden Arbeit angeschnitten wird, so soll damit versucht werden, eine Lücke auszufüllen, indem einerseits die in der Literatur zerstreuten Angaben gesammelt, andererseits durch neue Versuche weitere Beiträge geliefert werden. Wenn diese nicht vollständig sind, so lag das daran, daß mir die Zeit dazu fehlte, die Untersuchungen weiter

fortzuführen, und daß das Material und die Methodik an sich Schwierigkeiten boten.

Die Untersuchungen wurden im botanischen Institut der Bonner Universität vom Wintersemester 1920/21 bis zum Sommersemester 1922 ausgeführt. Beginn und Durchführung der Versuche wurden mir bei steter Anregung und nachdrücklichster Förderung durch Herrn Prof. Dr. Fitting in jeder Weise erleichtert. Ihm spreche ich an dieser Stelle meinen aufrichtigen Dank aus.

Abschnitt I.

Kulturbedingungen.

Ist genügend Material zum Ansetzen von Kulturen vorhanden, so pflanzt man am besten die Spitzen der Sprosse so ein, daß mindestens ein, besser zwei Knoten unter, und höchstens drei bis vier Knoten über der Erde sind. Ist weniger Material verfügbar, so kann man auch die Sprosse in einzelne Knoten zerschneiden und letztere dann ganz unter die Erde bringen. Mit beiden Methoden wurden gute Resultate erzielt. Dagegen ist es nie gelungen, lange Sprosse als Stecklinge einzupflanzen und so eine sofort fertige Kultur anzulegen. Das Material wurde, soweit es nicht im botanischen Garten und in der Umgebung von Bonn zu haben war, bezogen von den Herren Prof. Ernst-Zürich, Prof. Glück-Heidelberg, und besonders von Herrn Apotheker Dr. Sonders in Oldesloe in Holstein. Für diese freundliche Unterstützung bin ich den genannten Herren zu großem Dank verpflichtet. In feuchtem Fließpapier und in einer Blechdose versandt, hielten sich die *Chara*-Arten tadellos, während die Nitellen und Tolypellen, sowie *Lamprothamnus* für Kulturen zu stark geschwächt waren. Die Arten aus Schleswig-Holstein stammten ausnahmslos aus Brackwasser, ließen sich aber sehr gut in süßem Wasser kultivieren. Für die Kulturen eigneten sich am besten runde Glasküvetten, etwa 30 cm breit und 60 cm hoch, wobei sich die vorteilhafteste Höhe des Gefäßes natürlich nach der normalen Sproßlänge der kultivierten Art richtet. Bei *Chara horrida* und *hispida* würden Gefäße von etwa 80 cm Höhe angebracht sein, während z. B. *Chara delicatula* mit einer Wasserhöhe von 40 cm reichlich auskommt. Als Substrat benutzte ich eine etwa 8 cm hohe Schicht von Komposterde, die mit einer Sandschicht von etwa 2 cm Höhe

überdeckt wurde. Erde und Sand müssen natürlich fein gesiebt sein; diese Mischung bewährte sich dann besser als der von Giesenhagen (1896) statt Komposterde verwendete Torf. Die Kulturen müssen kühl und nicht zu hell stehen; vor allen Dingen empfiehlt es sich, sie gegen allzu starkes Seitenlicht zu schützen. Diese Bedingungen waren, wenn auch nicht ganz nach Wunsch, so doch annähernd in einem Gewächshaus des botanischen Gartens gegeben. Sämtliche kultivierten Arten ließen sich auf diese Weise gut überwintern; im Frühjahr wurden jeweils auf die eben beschriebene Weise neue Kulturen angesetzt.

Es wurden folgende Arten kultiviert und zu den Versuchen verwendet: *Chara foetida*, *fragilis*, *horrida*, *hispida*, *baltica*, *aspera*, *delicatula* und *jubata*. Die Arten habe ich nach Migula (1897) bestimmt.

Abschnitt II.

Untersuchungen über die Qualitäten der einzelnen Zellen des Vegetationspunktes.

Bei Beginn dieser Untersuchungen mußte sich das Augenmerk zunächst auf die Sproßscheitelzelle als die wichtigste des ganzen Gewebes richten. Es entstand die Frage: Welche Zelle des Vegetationspunktes wird die entfernte Scheitelzelle ersetzen, und wird dies überhaupt eine dieser Zellen tun? Die Scheitelzelle mußte also allein abgetötet werden. Die Methodik bot einige Schwierigkeiten. Ich versuchte, eine sorgfältig spitzgeschliffene Nähnadel im Mikrotomschlitten, auf einem Stiel befestigt, einzuspannen und hiermit die Zelle unter dem Mikroskop anzustechen. Die Führung war sehr genau, so daß die Zelle ohne Schwierigkeiten getroffen werden konnte, doch war die Zellwandung zu widerstandsfähig; sie stülpte sich ein wie ein Handschuhfinger und wölbte sich nach Zurückziehen der Nadel elastisch wieder vor. Nach mehreren Fehlschlägen gelang es mir, mit sehr fein ausgezogenen Glasnadeln die Operation auszuführen. Ein Glasstab wurde zunächst zu einem nicht zu feinen Faden ausgezogen; alsdann wurde dieser Faden von oben vorsichtig der leuchtenden Gasflamme genähert und gleichzeitig an beiden Enden ein leichter Zug ausgeübt, bis das Glas schmolz und sich so zum zweiten Mal ausziehen ließ. So erhielt ich sehr spitze und doch widerstandsfähige Nadeln, mit denen ich unter dem binokularen Präpariermikroskop nach einiger Übung den Stich frei-

händig ausführen konnte. Ein glatter Einstich gelingt jedoch auch dann nicht; der Stich muß vielmehr bohrend ausgeführt werden. Ob nun die Scheitelzelle allein angestochen war, konnte im einzelnen Versuch leider nicht mit Sicherheit gesagt werden; sehr häufig sind gewiß auch die Zellen *2—4* (Fig. 1) verletzt worden; die übrigen blieben jedoch bestimmt unverletzt.

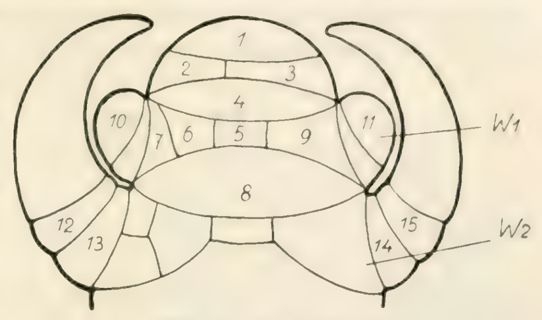


Fig. 1. *Chara fragilis.*

Der Seitenvegetationspunkt, der potentiell in Zelle *7* oder *9* vorhanden ist, wuchs nach der Operation schnell hervor und setzte sich an die Stelle der angestochenen Scheitelzelle (Fig. 2 u. 3). Eine derartige, der Zelle *7* in Fig. 1 entsprechende Zelle sitzt am Fuße jedes Seitenkurztriebes, so daß diese Zellen in ihrer Gesamtheit den Knoten im Kreise umgeben. Eine Ausheilung der Stichwunde wurde nie beobachtet (übereinstimmend mit Susan Nichols, 1922).

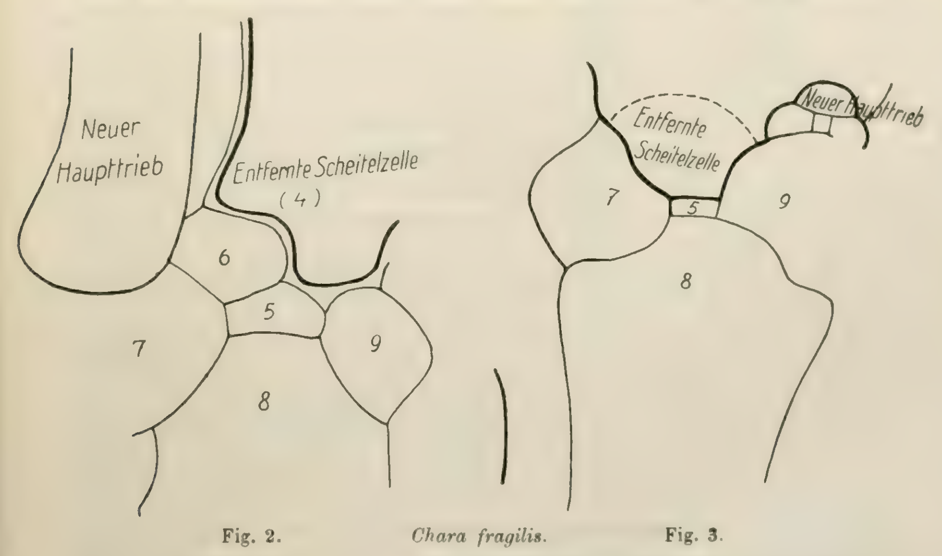


Fig. 2. *Chara fragilis.* Fig. 3.

In Fig. 2 ist der neue Haupttrieb schon zu erheblicher Länge herangewachsen; die Membran, welche die (abgestorbene) Zelle *4* von Zelle *6*, *5* und *9* in Fig. 1 trennt, ist, da sie jetzt den Ab-

schluß nach außen bildet, stark verdickt worden. Fig. 3 zeigt ein jugendlicheres Stadium, in dem gerade der neue Haupttrieb sich über die anderen Zellen erhebt. Das Wachstum innerhalb dieses Vegetationspunktes geht normal weiter, sowohl was die Zellteilungen, wie was das Streckungswachstum betrifft (Fig. 4 u. 5).

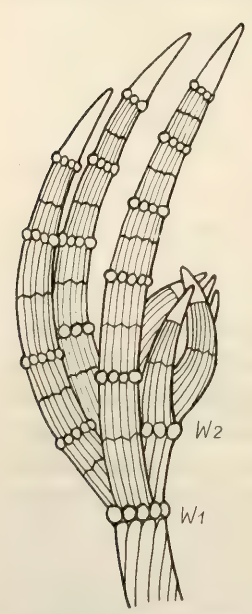
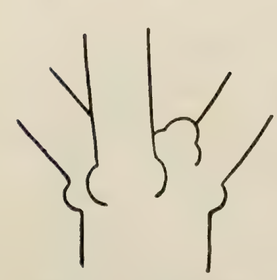


Fig. 4. *Chara fragilis.*


Fig. 5. *Chara fragilis.*

Vor der Operation zu Beginn des Versuches zeigte z. B. eine Pflanze das Bild von Fig. 1. Im Wirtel W_2 sind beim Freipräparieren der Scheitelzelle drei Kurztriebe stehen geblieben; Wirtel W_1 blieb unberührt, da er den Zugang zur Scheitelzelle nicht störte. Die Scheitelzelle wurde alsdann angestochen. Am Ende des Versuches zeigte die Pflanze das Bild von Fig. 4. Die drei stehengebliebenen Kurztriebe des Wirtels W_2 haben sich normal entwickelt. Auch Wirtel W_1 hat sich vollständig entwickelt. Aber dieser scheinbar normalen Knospe fehlt in der Mitte der Vegetationspunkt. Biegt man die Kurztriebe auseinander, so zeigt sich das Bild von Fig. 5: der eigentliche Vegetationskegel fehlt, aber sein jugendlicher Stellvertreter rechts beginnt seine Laufbahn. Diese Versuche wurden ausgeführt an *Chara fragilis* und *foetida*, und zwar 18 an *Chara fragilis*, 9 an *foetida*. Mit positivem Resultat verliefen 8 bezw. 4. Bei den restlichen Versuchen waren die Pflanzen zu sehr geschwächt und regenerierten nicht.

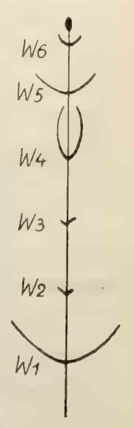


Fig. 6. *Ch. fragilis.*

Auffallend war bei diesen Versuchen, daß die Kurztriebe am jüngsten Knoten eines Sprosses, dessen Scheitelzelle zerstört war, sich später nicht entfalteten, wie das normal der Fall ist, sondern knospenartig zusammengeneigt blieben, obwohl sie sich ganz normal entwickelten (Fig. 6). Die Wirtel W_5 und W_6 gehören dem Regenerationsseitenlangtrieb an, der die Hauptknospe ersetzte; bei W_2 und W_3 waren die Kurztriebe bei der Operation entfernt worden.

Als Resultat läßt sich, freilich mit Vorbehalt, feststellen, daß keine der noch jungen, eben erst abgegliederten Zellen des Hauptvegetationspunktes, soweit sie noch leben, beim Wegfall der Scheitelzelle diese ersetzt. Die verletzte Scheitelzelle wird endgültig aufgegeben. Zelle 7 oder 9 (Fig. 1) sind „Organreserven“ im Sinne Goebels und stellen den Ersatz. Allerdings muß nochmals hervorgehoben werden, daß ich nicht festzustellen vermochte, ob nicht auch die unterhalb der Scheitelzelle gelegenen zartwandigen Zellen des Vegetationspunktes bei der Operation verletzt, oder ob sie nicht infolge der Abtötung der Scheitelzelle sonst indirekt tödlich geschädigt werden.

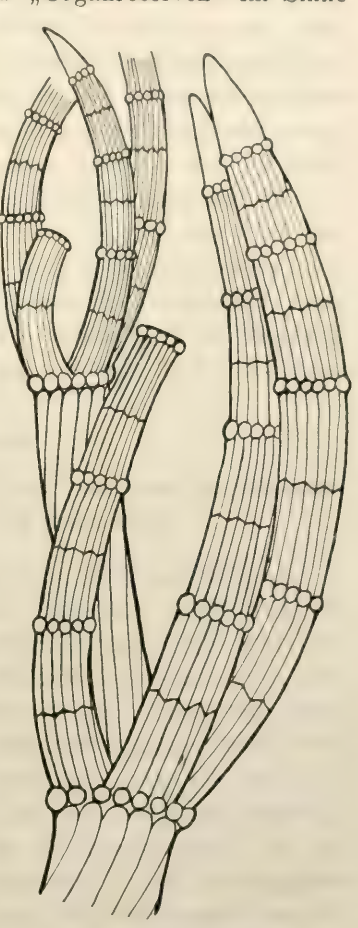


Fig. 7. *Chara fragilis*.

Dieses Resultat stimmt überein mit den zytologischen Befunden Debskys (1897) und Strasburgers (1908). Diese beobachteten, daß bei den Teilungen der Scheitelzelle nicht zwei gleichwertige Tochterkerne entstehen, sondern daß der Knotenkern viel dicker ist, als der Kern der Internodialzelle. Die Kerne machen alsdann eine Reihe von Veränderungen durch, die sich besonders auf den Nukleolus erstrecken und die von Debsky im zweiten Teil seiner Arbeit beschrieben worden sind (S. 645). Die ursprüngliche Gestalt des Kernes der Scheitelzelle behalten nur die Kerne der an dem oberen peripheren Teil der Knoten gelegenen Zellen, welche Rhizoiden, Zweigvorkeime und nacktfüßige Seitenzweige erzeugen können (Fig. 10, S. 224; vgl. auch Pringsheim, 1863). Alle anderen Kerne sind sofort nach ihrer Bildung für einen ganz bestimmten Zweck festgelegt und können nach den vorliegenden Versuchsergebnissen und nach den Beobachtungen der genannten Autoren in ihrer Entwicklung nicht zurückgeschraubt werden (vgl. auch Goebel, 1918, S. 345).

Weiter ist am Vegetationspunkte bei den Zellen 10 und 11 (Fig. 1), d. h. den Scheitelzellen der Kurztriebe, die Abtötung möglich. Da sie nicht so widerstandsfähig und länger sind, als die Sproßscheitelzelle, so konnten sie mit Sicherheit in der oben beschriebenen Weise allein angestochen werden. Solche Versuche habe ich an *Chara fragilis* und *foetida* ausgeführt. Die bereits gebildeten Segmente dieser Zellen werden trotz dieses Eingriffes weiter differenziert und strecken sich auch auf ihre normalen Längen; es werden jedoch keine neuen Segmente gebildet, da die Scheitelzelle, die hierzu allein in der Lage ist, fehlt und nicht ersetzt wird.

Ein derartiger Kurztrieb bietet also im ausgewachsenen Zustand das Bild von Fig. 7. Außer den aufgezeichneten verliefen noch vier weitere Versuche mit gleichem Resultat. Auch hier ist also keine Rückkehr eben erst differenzierter Zellen in den embryonalen Zustand zu beobachten. Da keine Organreserve verfügbar ist, kann auch kein Ersatz gestellt werden.

Abschnitt III.

Beziehungen zwischen dem Vegetationspunkt und dem Streckungswachstum des zugehörigen Sprosses.

Die Beobachtung, daß das Streckungswachstum in den Zellen der Kurztriebe und am Hauptsproß in den jugendlichen Zellen unterhalb des Vegetationspunktes ebenso wie ihre weitere Differenzierung auch ohne Scheitelzelle fortschreitet, legte die Vermutung nahe, daß auch das Streckungswachstum des ganzen Sprosses ohne Scheitelzelle weitergehen werde.

Die Versuche, die diese Frage klarstellen sollten, setzte ich in folgender Weise an: Es wurden planparallele Küvetten (etwa 12 · 12 · 2 cm) verwendet, als Substrat diente fein gesiebter und ausgeglühter Sand. In diese Gefäße wurden Sprosse von drei Knoten Länge als Stecklinge eingepflanzt, und zwar in eine Küvette *Chara hispida*, in eine andere *Chara horrida*, in eine dritte *Chara baltica* (je vier Pflanzen). Die Kulturen blieben zunächst 6 Tage sich selbst überlassen, bis mit Sicherheit angenommen werden konnte, daß die Sprosse Rhizoiden regeneriert und ihr normales Streckungswachstum aufgenommen haben. Alsdann wurde mit Millimeterpapier, das gegen die Küvettenwandung gehalten wurde, jeden Morgen der Zuwachs der einzelnen Internodien mit einer Genauigkeit bis auf $^1/_2$ mm zu bestimmter Stunde gemessen. Nachdem die

Pflanzen so 14 Tage gewachsen waren, wurden sie mit einem feinen Scherchen dekapitiert und die Zuwachse der einzelnen Internodien weiterhin täglich gemessen. Aus den so erhaltenen Zahlen wurden für jede Art Mittelwerte des täglichen Zuwachses für jedes Internodium errechnet, indem für ein jedes die absoluten Wachstumswerte der Versuchspflanzen addiert und die Summen durch die Zahl der Individuen dividiert wurden. Die Resultate sind in Fig. 8 und 9 graphisch dargestellt. So erhielt ich den durchschnittlichen Tageszuwachs für jedes Internodium aller Individuen und durch

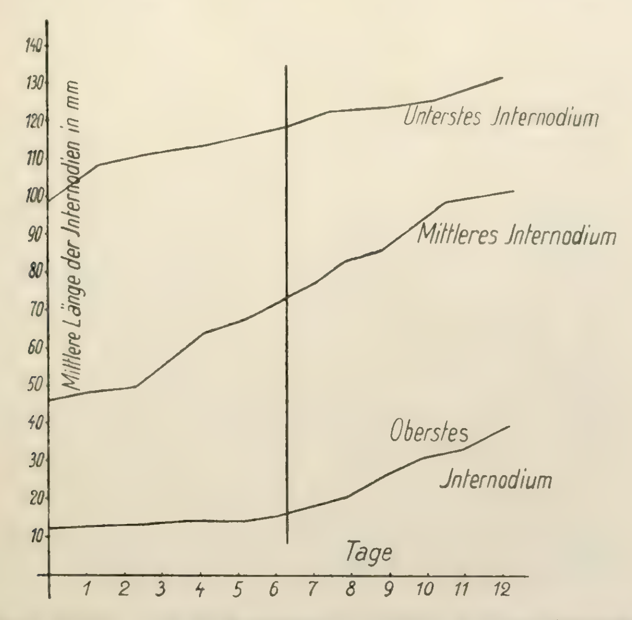


Fig. 8. *Chara hispida*. Auf der Senkrechten ist jedesmal die ganze Länge des fraglichen Internodiums eingetragen, um auch den Zuwachs im Verhältnis zur Gesamtlänge zu zeigen.

Addition dieser für die Internodien geltenden Werte den mittleren täglichen Zuwachs der ganzen Pflanzen. Fig. 9 bringt diese letzteren für die ganzen Sprosse geltenden Werte in Form einer Kurve zur Anschauung; Fig. 8 gibt dagegen das mittlere tägliche Wachstum der einzelnen Internodien aus dem Versuch mit *Chara hispida* wieder. Hier gilt die unterste Kurve dem obersten (kleinsten), die oberste dem untersten (größten) Internodium. Die Kurve (Fig. 8) ist ausgeführt, um zu zeigen, daß auch nicht einzelne Internodien ihr Wachstum wesentlich verlangsamen. Der Zeitpunkt der Dekapitation ist durch den senkrechten Strich in der Mitte angegeben.

Die Kurven zeigen, daß bei *Chara hispida* und *horrida* Abschneiden des Scheitels keinen wesentlichen Einfluß auf das Streckungswachstum hat, selbst nicht auf das oberste Internodium des Stumpfes. Nur die Kurve von *Chara baltica* (Fig. 9) senkt sich etwas nach der Dekapitation, jedoch nicht bis zur Horizontalen; hier scheint ein Einfluß des Wundreizes vorzuliegen. Daß auch bei den Kurztrieben Zerstörung der Scheitelzelle keinen auf-

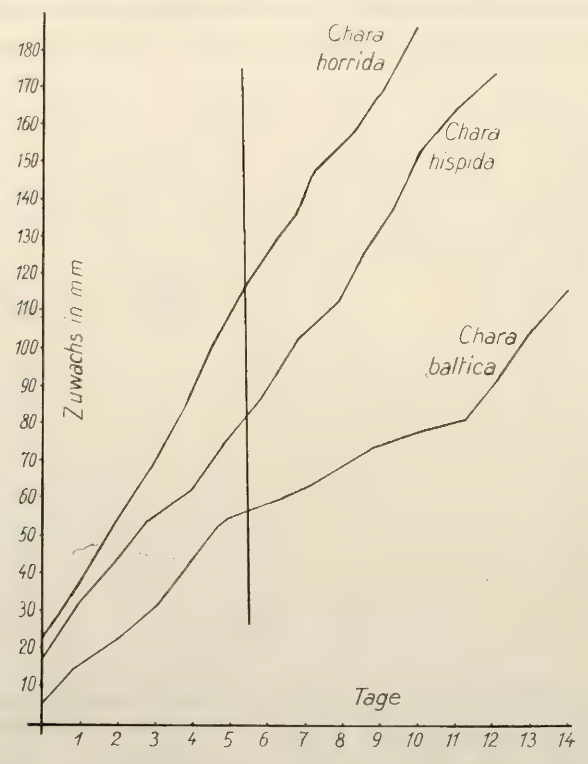


Fig. 9. Auf der Senkrechten sind nur die absoluten Zuwachswerte eingetragen, weil diese die Schwankungen im Zuwachs deutlicher erkennen lassen (vgl. Text der Arbeit).

fälligen Einfluß auf ihr Streckungswachstum hat, sieht man schon durch Betrachtung von Fig. 7. Sonach hat Entfernung der Scheitelzelle weder bei den Lang- noch bei den Kurztrieben einen größeren Einfluß auf das Streckungswachstum.

Dieses Versuchsergebnis widerspricht den Deutungen, die Richter in seiner Arbeit „Über die Reaktionen der Characeen auf äußere Einflüsse" (1894) seinen Tabellen auf S. 402 gibt. Er führt da die Wachstumshemmung bei Sprossen, die ihrer Rhizoiden

durch Abschneiden kurz über dem Substrat beraubt sind, auf alleinige Einwirkung des Wundreizes zurück. Der Wundreiz beim Entfernen des Vegetationspunktes dürfte aber nicht geringer sein, als der beim Abschneiden an der Basis. Es würde dies also ein Argument sein für die Richtigkeit der an sich schon überzeugenden Versuche Bierbergs, der nachweisen konnte, daß die Characeenrhizoiden nicht nur Befestigungsorgane, sondern Organe der Nahrungsaufnahme sind. „Sie verhalten sich wie die Wurzeln einer Samenpflanze zur Sproßachse" (1909).

Ferner geben diese Versuche eine Basis zur Prüfung der Frage, ob auch die geotropische Reaktionsfähigkeit zum Vegetationspunkt der Hauptachse in Beziehungen steht. Entfernt man den Vegetationspunkt, so wird dadurch das Streckungswachstum nicht sistiert; eine geotropische Reaktion ist also noch möglich, wenn sie nicht durch den Wundreiz oder durch das Fehlen des Vegetationspunktes verhindert wird. Ich habe solche Versuche mit verschiedenen Arten angestellt; die Resultate deuten darauf hin, daß Beziehungen zwischen dem Vegetationspunkt und der geotropischen Reaktionsfähigkeit bestehen; fehlt ersterer, so scheint die geotropische Reaktion auszubleiben, bis ein neuer Vegetationspunkt die Stelle des verlorenen eingenommen hat (vgl. Abschnitt II). Da meine Ergebnisse aber noch keine sicheren Schlüsse gestatten, glaube ich von einer ausführlichen Darlegung an dieser Stelle absehen zu müssen.

Abschnitt IV.

Über die Abhängigkeit der Neubildungen an den Sproßknoten vom Vorhandensein des Vegetationspunktes.

Bereits von Richter (1894) wurde darauf aufmerksam gemacht, daß jedem, auch dem jüngsten Wirtel, sofern er fertig differenziert ist, die Fähigkeit innewohnt, Rhizoiden zu bilden. Man kann das leicht zeigen, wenn man die einzelnen Knoten isoliert und in Wasser oder in Sand legt. Die in Fig. 10 mit einem Kreuzchen versehenen Zellen wachsen alsdann sehr bald zu Rhizoiden aus, die dichte Zöpfe bilden. Es sind dies die oben (S. 219) erwähnten Zellen, deren Kerne allein die ursprüngliche Gestalt des Scheitelzellkerns behalten (Debsky, 1897). Es liegt also nahe, sich zu fragen, warum denn an der normalen Pflanze nicht alle Knoten Rhizoiden bilden, wie sie das zweifellos könnten, sondern nur die untersten.

Diese Frage zu klären, war das Ziel der folgenden Versuche. Die Methodik bot dabei die größten Schwierigkeiten. Auf der

einen Seite werden normalerweise Rhizoiden unter der Erde, also in Dunkelheit und in Kontakt mit festen Körpern, gebildet; und zwar hat Richter die Dunkelheit als den wichtigsten Faktor nachweisen können. Auf der anderen Seite vertragen die Pflanzen völlige Verdunkelung sehr schlecht; sie sterben alsdann schon nach wenigen Wochen ab, wie die später (S. 230) angeführten Versuche zeigen. Alle Knoten mußten nun unter den gleichen Außenbedingungen zur Bildung von Rhizoiden angeregt werden. Die besten Bedingungen hierfür wären völlige Verdunkelung und Kontakt mit festen Körpern. Diese Außenbedingungen stellen aber gleichzeitig die ungünstigsten Lebensverhältnisse für die ganze Pflanze dar; diese braucht vor allem Licht. Es mußte daher versucht werden, einen Mittelweg zwischen beiden Extremen zu finden, der einerseits die Lebensenergie der Pflanze nicht zu sehr schwächt (diese ist letzten Endes auch für die Rhizoidenbildung der wichtigste Faktor), andererseits die Knoten doch zur Rhizoidenbildung anregt. Folgende drei Methoden wurden versucht:

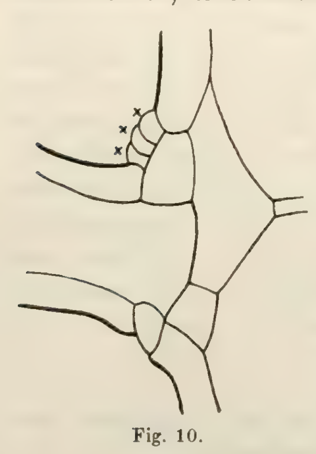


Fig. 10.

1. Die Sprosse wurden einfach horizontal in Teichwasser in Glasschalen gelegt; die Resultate waren nicht gut und führten nur bei 30 % der Versuche zum Ziel, da die Außenbedingungen weder der Bildung von Rhizoiden noch der Pflanze selbst zuträglich waren.

2. Die Sprosse wurden horizontal ganz in Sand gelegt und mit einer leichten Sanddecke bedeckt; die Resultate waren ebenfalls unbefriedigend, da die Bildung der Wurzelfäden zwar sehr durch Dunkelheit und Kontakt gefördert, die Lebenstätigkeit der Pflanze jedoch sehr stark behindert war.

3. Die Sprosse wurden horizontal auf Sand gelegt, mit einer aufgelegten dünnen Glasplatte an den Sand angedrückt und in Dämmerlicht gehalten. Diese Versuchsanordnung zeitigte die brauchbarsten Ergebnisse, da sowohl die Bedürfnisse der Pflanze (mäßige Belichtung) berücksichtigt, wie die Rhizoidenbildung durch mäßige Verdunkelung und Kontakt mit festen Körpern gefördert wurden.

Zu diesen Schwierigkeiten trat noch hinzu, daß während der Wintermonate diese, wie die anderen Versuche nicht angesetzt

werden konnten, da die Charen normalerweise nicht überwintern; sie reagieren ungefähr von Dezember bis März überhaupt nicht, sehen gelb und kränklich aus und können nur gerade am Leben gehalten werden. Nur die später noch zu besprechenden Versuche an Vorkeimen ließen sich sehr gut im Februar ausführen.

Es sollen nun die Ergebnisse der Versuche besprochen werden.

I. Gruppe. 35 Sprosse von *Chara fragilis* wurden horizontal in Wasser gelegt; die Seitenvegetationspunkte waren sämtlich entfernt worden, 12 besaßen noch ihren Hauptvegetationspunkt, bei 23 war dieser mit einer feinen Pinzette entfernt worden. Nach 42 Tagen wurde der Versuch abgebrochen und die Pflanzen untersucht. 11 Individuen waren noch brauchbar und hatten Rhizoiden gebildet; der Rest war abgestorben und verfault. Das Resultat ist in Tabelle 1 angegeben. In der obersten Horizontalreihe stehen die Nummern der Individuen; diese sind bei den Pflanzen, denen ihr Hauptvegetationspunkt belassen worden war, unterstrichen. Den Pflanzen, deren Nummern nicht unterstrichen sind, fehlte der Hauptvegetationspunkt. Die während des Versuches neu gebildeten Wirtel sind mit einem × versehen. Die Zahlen geben die Zahl der gebildeten Rhizoiden an; sie wurden unter dem Präpariermikroskop gezählt, wobei natürlich kleinere Fehler möglich sind. War ihre Zahl sehr groß, so mußte sie geschätzt werden; sie ist mit dem Zeichen ∞ und $\frac{\infty}{2}$ veranschaulicht worden. Der an der Pflanze zu oberst gelegene Knoten ist auch in der Tabelle der oberste.

Tabelle 1. *Chara fragilis*.

	Individuen										
	<u>1</u>	<u>2</u>	<u>3</u>	<u>4</u>	5	6	7	8	9	10	11
Knoten von oben nach unten	— ×	— ×	— ×	— ×	22	4	3	4	—	8	4
	—	— ×	— ×	— ×	15	—	2	10	4	2	—
	12	6 ×	8 ×	— ×	—	—	—	—	3	7	6
	7	8	15	6 ×	2	—	—	—	6	—	3
	9	15	24	16	3		2	1	2	10	—
		19	17	3	—		1	—	2		
		4		—			—	—	—		
		7		6				2			
				2				—			

Man sieht, daß bei allen Pflanzen, denen der Hauptvegetationspunkt fehlt, kein Gegensatz zwischen Spitze und Basis bezüglich der Rhizoidenbildung besteht, während bei den vier Pflanzen mit

Vegetationspunkt die letzten 2—3 Wirtel keine Rhizoiden gebildet haben. Diese letzteren Wirtel sind alle während des Versuches neu gebildet, eine Pflanze ausgenommen. Daß aber auch an solchen, während des Versuches entstandenen Knoten Rhizoiden auftreten können, sofern jene nur durch Weiterwachstum der Sproßspitze genügend weit von dem Vegetationspunkt abgerückt sind, zeigen drei dieser Sprosse (Tab. 1): Bei jedem derselben sind an dem untersten neu gebildeten Knoten Rhizoiden in größerer Zahl aufgetreten. Daß auch die jüngeren neu gebildeten Knoten reichlich Zeit gehabt hätten, Rhizoiden auszubilden, geht aus der Tatsache hervor, daß nach meinen Beobachtungen an allen vier Sprossen sämtliche Wirtel schon innerhalb der ersten 7 Tage des Versuches entstanden sind, die Versuche danach noch 42 Tage weiter liefen[1]). Die letzten neu aufgetretenen Rhizoiden beobachtete ich am 28. Tage nach Ansetzen des Versuches. Sonach hätten also alle neu entstandenen Wirtel bis zu den jüngsten hin Zeit genug gehabt, Rhizoiden zu bilden, wenn sie nicht einer korrelativen Hemmung durch den Vegetationspunkt unterlegen wären.

Tabelle 2.

	Chara foetida					*Chara horrida*				
	Individuen					Individuen				
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Knoten von oben nach unten	— ×	—	1 A	1 A 5 R	3 R	— ×	—	1 A	2 A	1 A
	— ×	—	8 R 2 A 2 V	2 A	1 R 2 A	—	—	2 A	1 A	—
	— ×	2 R	5 R 2 A	1 A	2 A	—	—	—	1 A	—
	2 R	—	10 R 3 A 1 V	2 A	2 R	—	—	—	—	2 A
	40 R	—	1 A	—	1 A	40 R	—	1 A	2 A	—
	—	1 A	1 A	—	—	2 R	8 R	—	2 A	—
	—	1 A				—	—	2 A	2 A	—
	1 R					—	—	1 A	—	2 A
	1 A					—	—	—	3 A	2 A
						—	—	—	—	
						—	—			

R = Rhizoiden. A = nacktfüßige Seitenzweige. V = Zweigvorkeime.

1) Wir haben es also mit einem vollkommenen Wachstumsstillstand zu tun, der, wie das Verhalten eingewurzelter verdunkelter Pflanzen nahe legt (vgl. S. 230), durch den Lichtmangel herbeigeführt sein dürfte. Daß dieser Wachstumsstillstand aber kaum die Ursache für das Ausbleiben der Rhizoidenbildung an den jüngeren neu gebildeten Knoten sein kann, dürfte schon daraus hervorgehen, daß die Rhizoiden an dem ältesten neu gebildeten Wirtel erst nach den ersten 7 Tagen (nach 28 Tagen) ausgebildet wurden.

II. Gruppe. Eine Versuchsreihe nach der zweiten Methode wurde mit *Chara hispida*, *horrida* und *foetida* angesetzt. Auch hier wieder glückten von 40 Versuchen nur 10; sie sind in Tabelle 2 angeführt. Die Versuche mit *Chara hispida* mußten ganz aufgegeben werden, da diese Art nur sehr schwer unter derartigen Bedingungen Rhizoiden bildet, wie auch Zacharias (1889) gefunden hat. Rhizoiden sind auch bei *Chara horrida* und *foetida* nur in geringer Zahl regeneriert worden, doch sind die Beziehungen zum Vorhandensein des Vegetationspunktes auch an der Verteilung der übrigen Regenerationsgebilde, der nacktfüßigen Seitenzweige und Zweigvorkeime (vgl. Pringsheim, 1863) klar zu erkennen.

III. Gruppe. Nach der dritten Methode wurde wieder mit *Chara fragilis* gearbeitet; diese Art eignet sich am besten für solche Versuche. Auch hier gelangen aber von 28 Versuchen nur 18, die in Tabelle 3 zusammengestellt sind; immerhin ist der Prozentsatz günstiger als bei der Versuchsanordnung in Gruppe I und II. Die Ergebnisse sind dieselben wie vorher: die dekapitierten Pflanzen haben am ganzen Sproß gleichmäßig Rhizoiden gebildet, die unverletzten nur in der unteren Hälfte. Mit anderen Worten: Fehlt der Vegetationspunkt, so werden Rhizoiden gleichmäßig an allen Knoten neu gebildet.

Tabelle 3. *Chara fragilis.*

	Individuen																	
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18
Knoten von oben nach unten	—	—	—	7	18	5	6	3	6	—	— ×	— ×	— ×	8	—	6	4	8
	—	—	5	1	15	2	4	—	5	—	— ×	—	— ×	3	10	2	—	5
	—	—	7	11	2	1	—	2	—	—	—	4	— ×	5	3	—	—	7
	∞/2	∞	2	2	—	1	3	3	2	3	—	15	—	5	—	3	1	—
	∞	∞	8	12	3	2	8	—	4	25	∞	8	10	—	4	1	3	2
	∞	26	2		—	—	—	1	—	2	10	—	2	—	—		—	3
		∞					2		—	—	3	—	6					
							1				—		—					
													1					

Die Versuche zeigen, daß zwischen dem Auftreten von Neubildungen an den Knoten und dem Vorhandensein des Vegetationspunktes Beziehungen bestehen. Welcher Art diese Beziehungen sind, darüber gestatten die Ergebnisse keine Schlußfolgerung; es ist denkbar, daß die oberen Knoten nach dem Fortfallen des Vegetationspunktes besser ernährt und so zu Neubildungen befähigt

werden, denkbar ist auch, daß der Wundreiz oder die Polarität eine Rolle spielen. Ist letzteres der Fall, so kann es sich wohl nur um eine labile Polarität im Sinne Pfeffers (Handbuch, S. 187) handeln, da sie nach Entfernen des Vegetationspunktes nicht mehr zu beobachten ist, wenigstens soweit Neubildungen an den Knoten in Frage kommen.

Abschnitt V.

Beziehungen zwischen der Symmetrie des Sprosses und seines Vegetationspunktes.

Die Arbeit schließt sich hier an die oben erwähnte Abhandlung Goebels (1918) an. Dieser stellt den Satz auf, daß alle Knoten der Characeen dorsiventral gebaut sind, und begründet ihn durch den Hinweis auf den zellulären Aufbau der Knoten. Die trotzdem radiärsymmetrische Beschaffenheit des ganzen Sprosses wird durch die Spirotrophie erreicht, wodurch Plus- und Minusseiten der Knoten gleichmäßig um die Peripherie des Pflanzenkörpers verteilt sind. Diese Spirotrophie kommt zunächst dadurch zustande, daß in jedem Knoten die mediane Wand gegen die gleiche Wand des nächst unteren Knotens gleichsinnig um einen Winkel verschoben ist, der dem halben Intervall zweier Blätter entspricht, was im folgenden Linksabweichung genannt werden soll (vgl. Fig. 13, S. 232). Hierzu kommt noch die mit dem Streckungswachstum einsetzende Linkstorsion der Internodialzellen und Berindungsschläuche.

Es wurden nun folgende drei Fragen gestellt:

1. Ist die Dorsiventralität der Knoten induziert oder inhärent?
2. Ist die Linksabweichung induziert oder inhärent?
3. Ist die Linkstorsion induziert oder inhärent und läßt sie sich von der Linksabweichung trennen?

Ad 1. Sproßknoten sind für solche Versuche nicht geeignet, weil die Dorsiventralität bereits in sehr jugendlichem Zustand des obersten embryonalen Knotens dicht unter der Scheitelzelle festgelegt wird und solche Knoten dem Experiment kaum zugänglich sind. Deshalb verwendete ich Vorkeime von *Chara aspera* und versuchte den ersten Knoten am Vorkeim zu beeinflussen (Fig. 11a, *S. K.*). Die Vorkeime wurden aus Wurzelknöllchen gewonnen, die im Februar einer Kultur von *Chara aspera* entnommen und nach den Angaben Giesenhagens (1896) unter Deckgläschen

kultiviert wurden. Nach etwa 10 Tagen zeigten sich fast regelmäßig im warmen Zimmer junge Vorkeime, die negativ geotropisch kerzengerade nach oben wuchsen. Der Vorkeim ist, soweit man sehen kann, zunächst radiärsymmetrisch, er wird erst dorsiventral durch Anlegung der schrägen Wand am Sproßknoten (Fig. 11 a *S. K.*), die in derselben Figur durch Kreuzchen bezeichnet ist. Es mußte nun versucht werden, die Vorkeime so zu beeinflussen, daß diese Wand parallel zu den anderen Wänden angelegt wurde. Damit wäre der Knoten nicht mehr dorsiventral, vorausgesetzt, daß die Dorsiventralität nicht trotzdem durch die späteren Zellteilungen innerhalb des Knotens bewirkt würde. An Faktoren, die die Dorsiventralität normalerweise induzieren könnten und die daher auszuschalten waren, kamen vor allem in Frage Schwerkraft und Licht.

Ich habe daher Vorkeime von *Chara aspera* in Deckglaskulturen auf dem Klinostaten gedreht. Die Vorkeime wurden in einem Stadium, das Fig. 11 b zeigt, also noch ohne Differenzierung, horizontal auf das Drehwerk gebracht und um ihre Längsachse gedreht, bis die ganzen Zellteilungen einschließlich der Anlage der fraglichen Wand beendigt waren. Diese Zellteilungen nahmen ungefähr 5 Tage in Anspruch. Das Resultat war, daß auch auf dem Klinostaten die schräge Wand normal schräg angelegt wurde, was die mikroskopische Untersuchung am Ende des Versuches zeigte. Da aber eine Induktion schon vor Versuchsbeginn stattgefunden haben konnte, wurden Knöllchen zum Teil noch ohne Vorkeime, zum Teil mit solchen, die gerade wahrnehmbar waren, auf den Klinostaten gebracht und in der eben angegebenen Weise gedreht. Aber auch dann wurde die fragliche Wand in den während des Versuches gebildeten Vorkeimen normal schräg angelegt. Es wäre also zwecklos gewesen, zu versuchen, die späteren Zellteilungen des Knotens zu beeinflussen, da die Dorsiventralität im Knoten ja bereits festgelegt war.

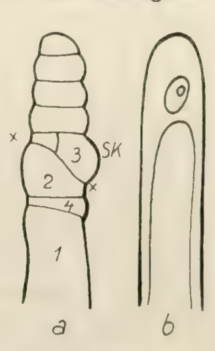


Fig. 11.

Ein anderer Faktor, der in Frage kommen konnte, ist das Licht. Es wurden daher noch ungekeimte Knöllchen vollständig verdunkelt und unberührt gelassen, bis alle Zellteilungen in dem während des Versuches gebildeten Vorkeim beendigt waren. Die Zeit, die die Pflanze für die Differenzierung braucht, war aus Erfahrung als ungefähr 5—6 Tage bekannt. Die Knöllchen blieben daher im

allgemeinen 8 Tage im Dunkeln. Bei der Untersuchung stellte sich jedoch stets heraus, daß die fragliche Wand auch in der Dunkelheit schräg angelegt war. Nur die unterste Zelle des Vorkeims hatte sich bedeutend verlängert, eine Erscheinung, die auch bei nacktfüßigen Seitenzweigen in der Dunkelheit beobachtet wurde. Im Anschluß hieran wurde nebenher geprüft, ob auch die ausgewachsenen Pflanzen etiolieren können. Die verdunkelten Pflanzen stellten jedoch ihr Streckungswachstum fast gänzlich ein, sahen nach 8 Tagen sehr kränklich aus, und waren nach 14 Tagen vollständig abgestorben und auseinandergefallen.

Es läßt sich also feststellen, daß die Dorsiventralität der Knoten nicht von außen induziert ist, etwa so, wie Pfeffer es für *Marchantia* nachgewiesen hat (1897). Zum mindesten ist sie nicht durch Schwerkraft oder Licht induziert, und es ist schwer vorstellbar, welcher andere Faktor noch in Frage kommen könnte.

Ich habe mich auch vielfach bemüht, für diese Versuche die sog. Zweigvorkeime aus isolierten Knoten zu erhalten. Pringsheim gibt an, daß er solche leicht aus den Nodien der Charazeen in genügender Zahl erhalten habe (1863). Richter konnte diese Angaben nicht bestätigen. Auch mir ist es trotz größter Mannigfaltigkeit der Außenbedingungen nur in ganz seltenen Fällen gelungen, auf diese Weise Vorkeime zu erhalten, so selten, daß ihre Zahl zu Versuchen nicht ausreichte.

Auch gelang es nicht, aus Oosporen im Winter Vorkeime zu erhalten. Die Oosporen wurden in mannigfacher Weise behandelt: sie wurden in Wasser, in Sand, in Schlamm ausgesät, verdunkelt und belichtet gelassen; aber alles war vergeblich. Dann wurden sie nach den Angaben Fischers (1907) mit 0,1 mol. HCl behandelt. Ferner ließ ich sie 14 Tage lang vollkommen austrocknen, brachte sie alsdann 8 Tage bei 35° im Thermostaten wieder in Wasser, schließlich setzte ich sie, da sie darin nicht keimten, in einer Küvette in Sand aus und stellte sie ins Gewächshaus. Ferner ließ ich Oosporen vollkommen einfrieren und verbrachte sie nach 8 Tagen ins warme Zimmer; sie wurden dann ebenfalls nach etwa weiteren 14 Tagen ungekeimt in einer Küvette in Wasser und Sand ausgesät und zu dem anderen Versuch ins Gewächshaus gestellt. Das Material aus den beiden letzten Versuchen keimte 3 Monate später im März, ein Beweis, daß die Oosporen Austrocknen und Einfrieren zu überstehen vermögen. Bei dieser Aussaat in Sand oder Schlamm bestand der sehr störende Fehler, daß die Oosporen

sich ganz dem Auge entzogen und erst wiederzufinden waren, wenn sie durch den schon ziemlich weit entwickelten Vorkeim den Ort ihrer Lage verrieten. Da ich inzwischen aus den Wurzelknöllchen mit Leichtigkeit beliebig viele Vorkeime erhalten hatte, so wurden die Keimversuche mit Oosporen eingestellt.

Ad 2. Die Frage, ob die Linksabweichung induziert oder inhärent ist, wurde auf ähnliche Weise geprüft. Durch einen von außen einwirkenden Faktor wurde versucht, die Abweichung innerhalb des Vegetationspunktes zu verändern. Der Gedanke drängte sich auf, daß irgendwelche bestimmt gerichteten Druck- oder Zugspannungen in den noch einzelligen embryonalen Knoten die Richtung der Medianwand bestimmen. Solche könnten durch die Entwickelungsvorgänge im nächst unteren embryonalen Knoten hervorgerufen werden.

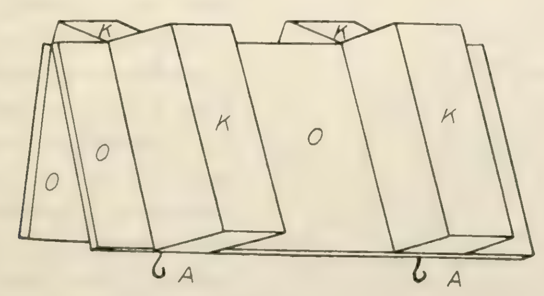


Fig. 12.

Ich habe mich also bemüht, solche hypothetisch angenommenen Spannungen zu beseitigen oder sie in andere Richtung zu lenken, indem ich die Frage zu lösen versuchte, welchen Einfluß gerichtete Druckkräfte auf die Anlage der Medianwand haben. Zu diesem Zweck habe ich mir Quetschen hergestellt, wie sie Fig. 12 schematisiert wiedergibt. Sie bestanden aus zwei schräg gegeneinander geneigten Objektträgern *(O)*, deren Abstand voneinander unten 4, oben 0,7 mm betrug. Durch Korkstückchen *(K)*, die an beiden Seiten angebunden waren, wurden sie auf den *Chara*-Kulturen schwimmfähig gemacht; Glasgewichte, die an dem unten angebrachten Haken *(A)* hingen, hielten den Apparat im Wasser aufrecht. Eingewurzelte Charensprosse wurden nun mit den Spitzenenden in die verhältnismäßig weite Öffnung von unten her vertikal eingeschoben, bis die Knospe zwischen den enger werdenden Objektträgern leicht gequetscht wurde und infolgedessen festsaß. Bei andauerndem

Wachstum mußte nun der Vegetationspunkt immer höher in den stets enger werdenden Raum sich einschieben, und der Druck von beiden Seiten mußte immer größer werden.

Das Resultat dieser Versuche ist in Tabelle 4 zusammengestellt. Die Dauer der Einwirkung der Quetsche ist in der Tabelle angegeben; nach Abbruch des Versuches schnitt ich die Versuchssprosse ab, präparierte den Vegetationspunkt unter dem Präpariermikroskop frei und schnitt ihn mit einem feinen Messerchen möglichst kurz ab, so daß höchstens die drei jüngsten Knoten noch vorhanden waren. Darauf überführte ich ihn zur Aufhellung in Chloralhydrat, wonach er unter dem Präpariermikroskop aufrecht gestellt werden mußte. Es bewährte sich sehr, zu dem Chloralhydrat eine annähernd gleiche Menge Glyzerin zuzugeben, sobald das Chloralhydrat seine aufhellende Wirkung getan hat. Diese Mischung hat den großen Vorzug, nicht zu verdunsten und eine schleimige sirupöse Konsistenz zu haben. Letzteres ist besonders angenehm bei der Aufrichtung des Vegetationspunktes, die eine ziemliche Übung erfordert. War sie ausgeführt, so wurde der Vegetationspunkt unter das normale Mikroskop gebracht und von oben betrachtet. Man erhält von solchen aufgestellten Vegetationspunkten Bilder wie Fig. 13.

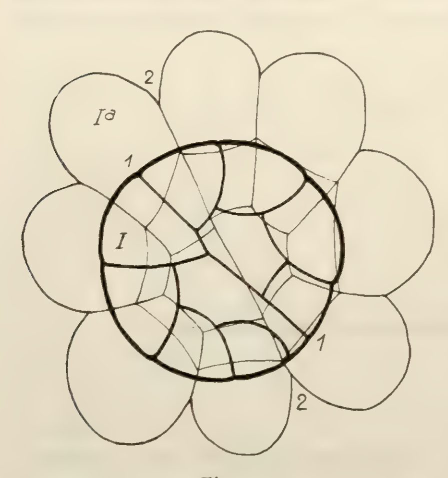


Fig. 13.

In dieser Figur ist der kleine dunkel gezeichnete Knoten, den man bei hoher Einstellung sieht, der jüngste, der schwächer gezeichnete größere, der bei tiefer Einstellung scharf wird, der zweitjüngste Knoten. Die fraglichen medianen Wände sind mit den Nummern *1* und *2* versehen. Diese Wände *1* und *2* „schneiden sich“, wie gesagt, normalerweise unter einem Winkel, der dem halben Intervall zweier Blätter entspricht. Oltmanns Angabe (1904), dieser Winkel betrage 30°, muß also auf die Individuen mit sechs Gliedern im Quirl beschränkt werden.

Solche Ansichten der gequetschten Scheitel wurden bei hoher und tiefer Einstellung mit dem Zeißschen Zeichenapparat gezeichnet;

alsdann wurden auf dem Papier die Winkel gemessen, die die medianen Wände der Knoten miteinander bilden. Als Fehlergrenze wurde eine Abweichung von 5° nach oben wie unten zugelassen. Zum Vergleich mit jeder Versuchspflanze wurde eine normale unberührte Kontrollpflanze untersucht. In der Tabelle ist stets der Winkel vom jüngsten I. zum nächstälteren II. Knoten angegeben. Den Winkel zwischen II. und III. Knoten konnte ich meist auch noch feststellen, jedoch waren in dem III. Knoten durch das Abschneiden hin und wieder Verzerrungen eingetreten, die die Resultate unbrauchbar machten. Wo der Winkel vom II. und III. Knoten durch das Abschneiden des Scheitels nicht beeinflußt war, ist er als zweite Zahl angegeben.

Tabelle 4.

Material	Zahl der Blätter im Quirl	Versuchsdauer	Die Winkel im Hauptvegetationspunkt betrugen bei Kontrollpflanze	Versuchspflanze
Chara fragilis . . .	6	21 Tage	29°/30°	25°/16°
" " . . .	6	21 "	29°/29°	18°
" " . . .	6	21 "	28°/30°	26°/17°
" " . . .	6	23 "	28°/30°	14°/46°
" " . . .	6	23 "	30°/31°	18°/21°
" " . . .	6	23 "	30°/28°	17°/22°
" " . . .	6	40 "	30°	27°
" " . . .	6	40 "	29°/31°	15°
" " . . .	6	40 "	28°	17°/20°
" *foetida* . . .	7	14 "	26°/25°	10°/17°
" " . . .	7	14 "	25°/27°	9°/36°
" " . . .	7	14 "	24°	37°
" " . . .	7	30 "	23°	13°
" " . . .	7	30 "	26°	12°/18°
" " . . .	7	21 "	25°/23°	17°/14°
" " . . .	7	21 "	25°	9°

Die Tabelle zeigt, daß der Winkel, in dem sich die medianen Wände benachbarter Knoten schneiden, ganz erheblich durch die Einwirkung der Quetschung beeinflußt worden ist. Meist ist er kleiner geworden, hin und wieder aber auch größer. Es gelang aber nie, die Linksabweichung in eine Rechtsabweichung zu verwandeln.

Es war nun weiter die Frage, ob auf diese Weise eine neue Winkelstellung induziert werden kann. Dies scheint nicht so zu sein: Ich ließ die Pflanzen nach ihrer Befreiung aus der Quetsche noch während der in Tabelle 5 angegebenen Zeit weiterwachsen.

Die Messung der Veränderung in der Linksabweichung, wie sie S. 233 beschrieben worden ist, war unmittelbar nach der Entfernung der Quetsche nicht durchführbar, da die Pflanzen, wie gesagt, noch weiter wachsen sollten. Bei einsetzendem Streckungswachstum der Internodialzellen tritt die Linkstorsion der Internodien auf und verändert die Winkel, die zwei benachbarte Knoten miteinander bilden. Deshalb konnte ich auch bei Abbruch des Versuches nicht feststellen, wie groß die durch die Quetschung herbeigeführte Veränderung in der Linksabweichung war. Ich glaube aber nach den in Tabelle 4 zusammengestellten Versuchsergebnissen zu der Annahme berechtigt zu sein, daß auch bei den vorliegenden Versuchen eine ähnliche Beeinflussung der Winkelstellung der medianen Knotenwände stattgefunden hat. Die Ergebnisse dieser Versuche bringt Tabelle 5.

Tabelle 5.

Zahl der Versuche	Material	Zahl der Blätter im Quirl	Einwirkung der Quetsche	Nachträglich gewachsen	Abweichung	Oberster Winkel im Durchschnitt
6	*Chara fragilis*	6	27 Tage	24 Tage	links	30°
7	„ *foetida*	7	21 „	18 „	„	26°
5	„ *baltica*	10	28 „	10 „	„	18°
3	„ *horrida*	9	20 „	15 „	„	20°

Es läßt sich also feststellen, daß die Pflanzen nach ihrer Befreiung aus der Quetsche zu der normalen Abweichung zurückkehren. Die Linksabweichung der medianen Knotenwände kann durch Druckwirkungen von außen nur vorübergehend, nicht dauernd nach Aufhebung der mechanischen Einwirkung verändert werden. Sie scheint somit inhärent zu sein.

Ad 3. Zur Prüfung der Frage, ob die Linkstorsion beeinflußt und von der Linksabweichung getrennt werden kann, wurden wieder die Spitzenenden von kräftig wachsenden Sprossen in die oben beschriebenen Quetschen eingeschoben. Der Gedankengang war folgender: Die Linksabweichung läßt sich, wie die eben besprochenen Versuche gezeigt haben, wenigstens vorübergehend durch äußere Einwirkungen beeinflussen. Hängt nun die Linkstorsion mit der Linksabweichung zusammen, so muß sich eine Veränderung der Linksabweichung auch in der Linkstorsion ausdrücken; es müßte also eine stärkere oder schwächere Torsion der Internodien das Resultat sein. Von *Chara horrida*, *hispida* und *fragilis* wurden je 6 Sproßenden in die Quetschen gebracht und verblieben 28 Tage

in diesen. Sie wurden dann befreit und wuchsen wiederum 28 Tage frei, in welcher Zeit sie durchschnittlich vier neue Wirtel bildeten. Die Internodien, die vor 4 Wochen in der Quetsche gewesen waren, hatten sich gestreckt. Das erhoffte Resultat trat jedoch nicht ein; beim Vergleich mit Kontrollpflanzen stellte sich heraus, daß die Torsion der fraglichen Internodien ganz normal war. Dagegen waren die darunter liegenden Internodien, die sich während der Einwirkung der Quetsche gestreckt hatten, sehr wenig tordiert, offenbar aus dem einfachen Grunde, weil die Stengelspitze durch die Quetsche festgehalten und so eine Torsion verhindert worden war. Die Internodien zeigten häufig das Bild von Fig. 14: Die Berindungsschläuche haben sich stärker gestreckt, als der mehr oder weniger behinderten Torsion der Internodialzelle entspricht, und mußten sich daher stellenweise von letzterer ablösen und nach außen vorwölben.


Fig. 14.

So beantwortete dieser Versuch gleich beide Fragen: Die Torsion ist unabhängig von der Linksabweichung; sie läßt sich nicht dadurch dauernd beeinflussen, daß man sie eine Zeitlang von außen her hemmt; auch sie ist also inhärent.

Abschnitt VI.

Das Problem von Rechts- und Linkstendenz bei *Chara*.

Schon seit Al. Braun ist bekannt, daß der Aufbau von *Chara* Besonderheiten dadurch bietet, daß bei verschiedenen morphologischen Eigenschaften immer wiederkehrend an einer und derselben Achse in gleichsinniger Weise rechts oder links einseitig bevorzugt wird. Das gilt, wie wir schon sahen, an den Haupttrieben für die Winkel, die die Medianwände der aufeinanderfolgenden Knoten miteinander bilden; es gilt auch für die Ausbildung der Seitenlangtriebe, ferner für die sogenannte Torsion der Berindungsschläuche und für die Plasmaströmung in den meisten Zellen. Ähnlich einseitige Bevorzugungen finden sich für gewisse Eigenschaften an den Vorkeimen, an den Seitenkurztrieben und an den Gametangien.

Rechts und links gebrauche ich hier immer im Sinne des Botanikers und nenne eine Schraubenlinie links (aufsteigend), wenn

sie für den außenstehenden Beobachter von links unten nach rechts oben, also im entgegengesetzten Sinne wie der Uhrzeiger läuft, rechts (aufsteigend) im umgekehrten Fall. Sind Eigenschaften an einem morphologischen Gebilde in links aufsteigender Schraubenlinie ausgebildet, so spreche ich kurz von Linkstendenz, im entgegengesetzten Falle von Rechtstendenz. Eigenschaften mit Linkstendenz bezeichne ich wohl auch als linkstendierend, solche mit Rechtstendenz als rechtstendierend. Ist keine Seite gleichsinnig bevorzugt, so sage ich, es liegt keine Tendenz vor. Für eine jede an einer Achse einseitig entwickelte Eigenschaft ist natürlich festzustellen, ob dafür eine Tendenz besteht, und gegebenenfalls, welcher Art diese ist.

Da wir nun seit Al. Braun wissen, daß bei *Chara* gewisse Eigenschaften an den Haupt- und Seitentrieben eine bestimmte Tendenz zeigen, so taucht die morphologisch sehr wichtige Frage auf, ob die gleiche Tendenz (rechts oder links) für eine jede aller der morphologischen Eigenschaften immer wiederkehrt, die überhaupt bei *Chara* eine bestimmte Tendenz aufweisen. Ferner ist genau zu ermitteln, ob bezüglich einer oder aller morphologischen Eigenschaften mit Tendenz bei allen morphologisch gleichwertigen Teilen des gleichen Individuums, bei allen Individuen derselben Art oder verschiedenen *Chara*-Arten, oder gar bei allen Gattungen der Characeen ausnahmslos immer die gleiche Tendenz wiederkehrt, oder ob Rechts- und Linkstendenz gleich häufig sind.

In der Literatur über die Characeen finden sich, zumal bei Al. Braun, wohl Angaben, die diese Fragen zum Teil zu beantworten erlauben, doch sind sie sehr verstreut, wie überhaupt das Tendenzproblem, das morphologisch kaum weniger wichtig und fesselnd ist, als die sonstigen Symmetrieverhältnisse des Pflanzenkörpers, in den morphologischen Lehr- und Handbüchern, soweit ich sehe, nicht zusammenfassend behandelt, oder auch nur seiner Bedeutung entsprechend gewürdigt worden ist. Deshalb möchte ich versuchen, die Angaben für die Characeen hier zusammenzufassen und durch einige neue Beobachtungen und Schlußfolgerungen zu erweitern. Dabei werde ich, wie im vorhergehenden Abschnitt unter Linksabweichung den Winkel verstehen, den die Medianwände in den aufeinander folgenden Knotenzellen miteinander bilden, unter Torsion der Internodien die Drehung, die bei diesen Zwischenknotenstücken sich in der schraubigen Ausbildung der Berindungsschläuche und in dem Verlauf der Plasmaströmung in diesen Zellen

äußert: Bei allen berindeten Charen gilt nämlich, wie es scheint, als ausnahmslose Regel, daß die Tendenz der Plasmaströmung in den Internodialzellen jener Torsion gleichgerichtet ist, weswegen ich mich für berechtigt halte, auch bei der Plasmaströmung von Torsion zu sprechen.

Man kann den Pflanzenkörper der Characeen in Organe mit Links- und solche mit Rechtstendenz einteilen, wobei die jeweilig herrschende Tendenz nicht immer in Erscheinung zu treten braucht. Aus der Tatsache, daß sie dann, wenn sie sichtbar wird, stets in derselben Weise auftritt (entweder rechts oder links gerichtet), glaube ich schließen zu dürfen, daß sie auch da, wo sie nicht durchgehends zu beobachten ist, wie z. B. bei Kurztrieben und Rhizoiden, doch latent vorhanden ist.

Ich beginne mit der Betrachtung der Rhizoiden. Sie bestehen aus langgestreckten unberindeten Zellen, die durch S-förmige Wände voneinander getrennt sind. Die Protoplasmaströmung innerhalb einer Rhizoidenzelle zeigt Rechtstendenz, doch ist die Schraubenlinie meist sehr steil aufsteigend, so daß häufig eine Tendenz nicht mehr vorzuliegen scheint. Linkstendenz habe ich bei keiner der untersuchten Arten gefunden, selbst nicht als Ausnahmeerscheinung. Al. Braun (1852, S. 46) gibt an, der Strom steige auf der Innenseite nach der Spitze des Rhizoids, bezogen auf den zugehörigen Sproß, ab und gibt so Anlaß zu der Vermutung, der Saftstrom tendiere nicht. Genaue Beobachtung zeigt aber, daß auch die Rhizoiden von einer bestimmt und zwar rechts gerichteten Tendenz beherrscht werden, daß also Goebels Vermutung (1918, S. 362), es liege eine schwache Spirotrophie vor, richtig ist.

Am Vorkeim habe ich bis zur Anlage der ersten Wände keine Tendenz beobachten können. Sowie aber die Differenzierung des Keimes beginnt, ändern sich diese Verhältnisse vollkommen, indem zwar die langgestreckte, unterste Zelle des Vorkeims, der Rest des ursprünglichen Gebildes, untordiert bleibt, die neu abgegliederten Zellen aber einen stets linkstordierten Saftstrom aufweisen. Insbesondere konnte ich dies an der Zelle, die in **Fig. 11a** zwischen dem primären Knoten *(3)* und dem Wurzelknoten *(4)* sitzt, bei Vorkeimen von *Chara aspera* und *Chara fragilis* deutlich beobachten und hierdurch die Angaben Alexander Brauns (1852) ergänzen. Die übrigen neugebildeten Zellen des Vorkeims, insbesondere die ganze Vorkeimspitze, strecken sich nicht mehr; es war daher nicht mit Sicherheit zu sagen, ob der Saftstrom auf so kurzer Strecke

tordiert ist. Zelle *3* und *4* in Fig. 11a sind transitorische Zellen und zeigen keine Torsion, wie dies bei allen transitorischen Zellen der Characeen der Fall ist (Alexander Braun, 1852).

Diese Linksdrehung zeigt von nun ab die gesamte Hauptachse der grünen Pflanze, und zwar in allen Eigenschaften, soweit sie überhaupt tendieren. Die Internodien mit ihren Berindungsschläuchen sind genau wie der Saftstrom stets links tordiert. In den Knoten sind die medianen Wände (Fig. 13, S. 232) immer gleichfalls einer „Linkstendenz" entsprechend links abweichend gegeneinander versetzt, wie das im vorigen Abschnitt beschrieben worden ist. In dem Kranz von Zellen, der nach der Anlage der medianen Wand in der Knotenzelle gebildet wird, ist stets die links von der medianen Wand liegende Zelle die älteste, also zuerst angelegte (Fig. 13, Zelle *I* und *Ia*). Ferner steht stets in der Achsel des Kurztriebes, der aus dieser zuerst gebildeten Zelle hervorgeht, der Seitenlangtrieb, so daß die Verbindungslinie der gesamten Seitenlangtriebe an einem Sproß eine linksaufsteigende Schraubenlinie ist. Die Achsen der Seitenlangtriebe verhalten sich genau wie die Achse des Hauptsprosses, d. h. sie zeigen in allen tendierenden Eigenschaften ausschließlich und stets Linkstendenz.

Gehen wir nun zu den Kurztrieben über, so zeigen diese zumeist keine Torsion; sind sie aber tordiert, so weisen sie stets eine Rechtstendenz auf. Auch konnte ich sehr häufig in meinen Kulturen bei kränklichen Pflanzen beobachten, daß die Kurztriebe sich einander nähern und darauf rechts, nie links umeinander winden; es ist beides ein Zeichen dafür, daß in den Kurztrieben zum mindesten eine latente Rechtstendenz vorliegt.

Die Seitentriebe zweiter Ordnung, die Gametangien, zeigen ebenso wie die Kurztriebe erster Ordnung Rechtstendenz. Die Hüllschläuche umgeben also das Oogonium in einer Rechtsspirale. In dem Antheridium, das äußerlich allerdings keinerlei Tendenz zeigt, ist der Saftstrom da, wo eine solche Feststellung bei der Kleinheit der Zellen noch möglich ist, rechtsdrehend (vgl. Al. Braun, 1853, S. 59ff.).

Schon diese Ähnlichkeit der Geschlechtsorgane mit den eigentlichen Kurztrieben spricht dafür, daß man trotz der Versuche Goebels, der Antheridien vergrünen ließ und in einen Langtrieb umwandelte, die Gametangien als Kurztriebe ansehen kann; denn erstens sind sie in der normalen Form Organe von begrenztem Wachstum, und zweitens lassen sie sich auch in Kurztriebe überführen, wie ebenfalls Goebel gezeigt hat (1918).

Demnach gilt für sämtliche, bisher daraufhin untersuchte Characeen, und zwar für alle Individuen aller Arten und aller Gattungen das, wie es scheint, ausnahmslose Gesetz, das die Achsen aller Langtriebe (Vorkeime, Hauptsprosse und Seitenlangtriebe) Linkstendenz, die Achsen aller Kurztriebe und die Rhizoiden Rechtstendenz aufweisen, sich also antidrom verhalten. Auf die allgemeine Gesetzmäßigkeit, daß alle Langtriebe Linkstendenz, alle Kurztriebe Rechtstendenz haben, ist bisher noch nicht aufmerksam gemacht worden.

Das sind sehr auffallende Verhältnisse, und es erscheint lohnend, nach Vergleichen in der übrigen belebten Natur zu suchen.

Im Pflanzenreiche fallen zunächst die gesamten Windepflanzen ins Auge. Über die Erscheinung des Windens gibt es viele Hypothesen, von denen noch keine erwiesen ist. Gesichert ist nur die Beobachtung, daß der Geotropismus beim Winden eine maßgebende Rolle spielt. Aber er allein genügt nicht; es müssen Zirkumnutationen oder die spezifische Eigenschaft, an der rechten oder linken Flanke geotropisch zu reagieren, hinzukommen. Beides kann nur inhärent sein und gestattet den Schluß auf einen inneren Gegensatz zwischen rechts und links. Die Tendenz, in der sich dieser innere Gegensatz auswirkt, ist im allgemeinen bei den verschiedenen Arten konstant; z. B. winden Hopfen und Geisblatt stets rechts, *Pharbitis* windet immer links. Das gilt offenbar für Haupt- und Seitenachsen, die also homodrome Tendenz haben; sonst müßte man doch gelegentlich entgegengesetzt windende Stengel beobachten. Nur bei wenigen Pflanzen ist eine Abwechslung in der Tendenz bei einer und derselben Achse zu beobachten; z. B. winden *Bowiea volubilis* und *Loasa lateritia* abwechselnd rechts und links und bilden ein Analogon zu den alternierenden Furchungsteilungen im Tierreich (Jost, 1913).

Noch auffallender sind die Verhältnisse von rechts und links bei *Saxifraga granulata* (Brenner, 1908); es gibt hier einen rechten und einen linken Typus, die beide annähernd gleich häufig sind. Sie sind zunächst durch die rechts oder links gedrehte Spirale der Blattstellung für den von oben die Pflanze ansehenden Beobachter zu unterscheiden. Die Gipfelblüte ist insofern im gleichen Sinne wie der zugehörige Sproß gedreht, als die zehn Antheren in der der Spirale des Stengels entsprechenden Reihenfolge aufbrechen. Dagegen zeigen die Seitenblüten eine der Spirale des Stengels entgegengesetzte Reihenfolge des Öffnens der Staubbeutel, was auf

eine antidrome Tendenz hindeutet; die Seitenblüten nächster Ordnung schließen sich wieder der Tendenz des Stengels an, und so fort; so tendieren die Triebe ungerader Ordnung gleich, die Triebe gerader Ordnung dagegen ungleich, wie der Hauptsproß. Es herrscht also Antidromie. Die übrigen Pflanzen mit schraubiger Blattstellung scheinen sich insofern dem *Saxifraga*-Typus anzuschließen, als es gleichviel Individuen mit Rechts- und Linkstendenz ihrer Grundspirale gibt, so daß also an den Hauptachsen nicht nur eine Tendenz wie bei den Characeen vorkommt.

Aus der Formenfülle des Tierreiches soll als Beispiel nur die Tendenz, die bei vielen Schnecken zu beobachten ist, angeführt werden: Die meisten Schnecken sind „rechtsgewunden", d. h. sie zeigen Linkstendenz im Sinne des Botanikers, und zwar ist der Windungssinn meist für die ganze Gattung konstant. Doch kommen auch Ausnahmen vor; so ist z. B. *Fulgus perversus* eine „linksgewundene" Art innerhalb ihrer rechtsgewundenen Gattung (Bronn, 1896). Die Tendenz tritt schon bei den Furchungsteilungen der *Blastula* auf und entspricht stets der Tendenz des ausgewachsenen Tieres. So sind bei der „linksgewundenen" *Physa* die kleinen Blastomeren in linksgedrehter, bei der zu den „rechtsgewundenen" Schnecken gehörigen *Limax* in rechtsgedrehter Spirale gegen ihre großen Schwesterzellen verschoben (Hesse-Doflein, 1914).

Bei dieser Vielheit der Erscheinungen, deren Beispiele sich noch vermehren ließen, liegt es nahe, nach etwas Gemeinsamem zu suchen. Das Gemeinsame kann aber nur die zu den erblichen spezifischen Eigenschaften des Organismus gehörende, bestimmt gerichtete Tendenz sein. Daß hiervon auch Ausnahmen vorkommen, und hin und wieder das normale Rechts oder Links mit der anomalen entgegengesetzten Seite vertauscht wird, wie das z. B. bei manchen Individuen der normal rechtsgewundenen Weinbergschnecke und einer Art von *Turbinella* der Fall ist, das kann kein Gegenargument sein. Denn es spricht nichts dagegen, daß ein Organismus, der in anderen Eigenschaften mutieren kann, auch bezüglich der seine Form bestimmenden Tendenz solche Fähigkeiten besitzt.

Abschnitt VII.

Schlußbetrachtung und Zusammenfassung.

Wenn auch die Characeen den Thallophyten zugerechnet werden, so zeigen sie doch in dem morphologischen Aufbau ihrer „Sprosse"

mancherlei auffällige Anklänge an den Bau der Kormophyten. Diese Tatsache legt die Frage nahe, ob innerhalb der Characeensprosse auch schon ähnliche enge korrelative Beziehungen zwischen dem Vegetationspunkt und der zugehörigen Achse bestehen, wie bei den Kormuspflanzen, und ferner, ob gewisse allgemeine morphologische Eigenschaften, wie die Symmetrieverhältnisse der Knoten und anderer Teile erst durch Außenumstände induziert werden oder inhärenter Natur sind. Das waren die Hauptfragen, die meinen Untersuchungen zugrunde lagen.

1. Was die Beziehungen zwischen Vegetationspunkt und zugehöriger Achse betrifft, so hat sich gezeigt, daß in der Tat auch in dieser Hinsicht die Ähnlichkeit zwischen der *Chara*-Pflanze und einem Kormophyten in vieler Beziehung sehr groß ist. Ähnlich wie bei letzterem wird ein weggenommener Vegetationspunkt durch Aufrichtung des obersten Seitenlangtriebes ersetzt. Auch dann, wenn sämtliche Seitenlangtriebe beseitigt sind, findet keine Regeneration des entfernten Hauptvegetationspunktes aus den angrenzenden embryonalen Zellen statt, sondern dieser wird durch einen Vegetationspunkt ersetzt, der sich aus einer als Organreserve anzusehenden Zelle des obersten Knotens bildet. Ähnlich verhalten sich die Seitenlangtriebe, wenn man ihnen ihren Vegetationspunkt nimmt. Die Kurztriebe verfügen über keine Organreserve und können daher bei Verlust ihrer Scheitelzelle keinen Ersatz stellen.

Weitere Korrelationen zwischen dem Vegetationspunkt und der zugehörigen Achse äußern sich nach meinen Beobachtungen darin, daß die Neubildungen an den Sproßknoten in — ihrer Art nach nicht ermittelten — Beziehungen zum Vegetationspunkt stehen. Normalerweise treten an dem über dem Substrat abgeschnittenen Sproß nur an der unteren Hälfte Neubildungen, und zwar besonders Rhizoiden, auf. Fehlt aber der Vegetationspunkt, so verteilen diese sich annähernd gleichmäßig an der ganzen Achse.

Zwischen Streckungswachstum und Vegetationspunkt bestehen keine Beziehungen, insofern ersteres durch die Dekapitation nicht wesentlich verlangsamt wird. Diese Versuche bieten die Möglichkeit zu prüfen, ob zwischen dem Vegetationspunkt und der geotropischen Reaktionsfähigkeit Beziehungen bestehen. Entsprechend angestellte Versuche brachten leider keine gesicherten Ergebnisse, wenn sie auch darauf hinweisen, daß die geotropische Reaktion von der Anwesenheit des Sproßvegetationspunktes (oder eines Ersatzscheitels) abhängig ist.

2. Hinsichtlich der Symmetrieverhältnisse konnte ich feststellen, daß die Dorsiventralität im ersten Knoten des Vorkeimes weder durch die Schwerkraft noch durch das Licht induziert wird; sie scheint vielmehr ebenso wie die Dorsiventralität der „Sproß"knoten inhärent zu sein. Erblich inhärent ist offenbar auch die einsinnige Tendenz (vgl. diesen Begriff Abs. VI), die sich in der Ausbildung vieler Eigenschaften an den Lang- und Kurztrieben ausspricht. Anders läßt sich doch wohl das bei allen Characeen allgemein und ausnahmslos geltende Gesetz nicht verstehen, daß bei sämtlichen daraufhin untersuchten Charen die Achsen aller Langtriebe, und zwar bezüglich aller tendierenden Eigenschaften Linkstendenz, aller Kurztriebe aber, antidrom, Rechtstendenz zeigen. Eine Umkehr der Tendenz herbeizuführen, ist mir nicht gelungen, wohl aber habe ich durch einseitigen Druck auf den Vegetationspunkt den Winkel, den die Medianwände in den aufeinander folgenden Knoten miteinander bilden, vorübergehend ändern und zwar meist verkleinern können.

Angeführte Literatur.

1826. Agardh, Über die Anatomie und den Kreislauf der Charen. Act. Acad. Caes. Leop. Carol. Nat. Cur., Vol. XIII, P. I. Bonn.

1909. Bierberg, Die Bedeutung der Protoplasmarotation für den Stoffwechsel. Flora, **99**.

1828. Bischoff, Die kryptogamischen Gewächse. 1. Lieferung: Charen und Equiseten. Nürnberg.

1852/53. Braun, Al., Über die Richtungsverhältnisse der Saftströme in den Zellen der Characeen. Berlin.

1876. Derselbe, Characeen. Kryptogamenflora von Schlesien von Ferd. Cohn, **1**. Breslau.

1897/98. Debsky, Beobachtungen an *Chara fragilis*. Jahrb. f. wiss. Bot., **30** u. **32**.

1907. Fischer, Wasserstoff- und Hydroxylionen als Keimungsreize. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., **25**.

1896–98. Giesenhagen, Untersuchungen über die Characeen. Flora, **82**, **83**, **85**.

1918. Goebel, Zur Organographie der Characeen. Flora, **110**.

1914. Hesse-Doflein, Tierbau und Tierleben. Leipzig und Berlin.

1909. Korschelt und Heider, Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Tiere. Jena.

1906. Kuczewski, Morphologische und biologische Untersuchungen an *Chara delicatula f. bulbilifera*. Beihefte z. Bot. Centralbl., **20**, 1.

1897. Migula, Die Characeen. Rabenhorsts Kryptogamenflora von Deutschland, Österreich u. der Schweiz. Leipzig.

1922. Nichols, Methods of healing in some algal cells. Amer. Journal of Botany, **9**.

1904. Oltmanns, Morphologie und Biologie der Algen. Jena.

1874. Pfeffer, Studien über Symmetrie und spezifische Wachstumsursachen. Arbeiten d. bot. Instituts in Würzburg, **1**. Leipzig.

1897. Derselbe, Handbuch der Pflanzenphysiologie. Leipzig.

1863. Pringsheim, Über die Vorkeime und nacktfüßigen Seitenzweige der Charen. Jahrb. f. wiss. Bot., **3**.

1894. Richter, Über Reaktionen der Characeen auf äußere Einflüsse. Flora, **78**.

1908. Strasburger, Einiges über Characeen und Amitose. Wiesner-Festschrift. Wien.

1821. Vaucher, Sur les Characées. Mémoires de la société de Physique et d'histoire naturelle de Genève, Tombe 1er. Génève.

1889. Zacharias, Über Entstehung und Wachstum der Zellhaut. Jahrb. f. wiss. Bot., **20**.

Über die Transpiration bei Fucus.

Von

Ernst G. Pringsheim.

Mit 4 Textfiguren.

Wenn man sieht, wie die *Fucus*-Arten an steilen, ins Meer abfallenden Klippen oder Hafenmauern während der Ebbe trocken gelegt, dem Wind und der Sonne ausgesetzt werden, so ist es ohne weiteres klar, daß sie während dieser Zeit erhebliche Wassermengen durch Verdunstung verlieren müssen. Die oft beschriebene und meist deutlich hervortretende Zonenbildung, die dadurch entsteht, daß von den drei in der Nordsee vorkommenden Arten *F. platycarpus* die höchsten, *F. vesiculosus* die mittleren und *F. serratus* die tiefsten Standorte besiedelt, legt den Gedanken nahe, daß diese Erscheinung irgendwie mit der Transpiration zusammenhängen könne. Am einfachsten wäre die Vorstellung, daß *F. platycarpus* am besten, *F. serratus* am wenigsten gegen Wasserverlust geschützt ist; doch wäre es ebensogut möglich, daß die drei Arten einen an sich gleich großen Wasserverlust verschieden gut vertragen. Und schließlich kommen für diese ökologischen Verhältnisse noch manche anderen physiologischen Eigenschaften in Betracht, wie z. B. die Widerstandsfähigkeit gegen die Wirkung des Regens, des Frostes, des Lichtes und dergleichen, die auch zu ermitteln wären.

Als ich während eines Aufenthaltes an der biologischen Anstalt auf Helgoland im August 1922 das gekennzeichnete Problem in Angriff zu nehmen begann, zeigte es sich, daß vorerst einige grundsätzliche Fragen zu klären waren, bevor vergleichende Versuche Erfolg versprechen konnten. Es scheinen bisher Transpirationsversuche an Tangen nicht vorzuliegen, bei denen offensichtlich andere Verhältnisse vorliegen als bei Landpflanzen. Das ist in der ab-

weichenden physiologischen Organisation des Algenthallus begründet, die, soweit sie hier in Frage kommt, weiter unten kurz erläutert werden soll.

Die Hauptversuche wurden mit *F. serratus* angestellt, daneben aber auch die beiden anderen Arten herangezogen, ohne daß freilich vergleichbare Ergebnisse mit den verschiedenen Arten erzielt wurden. Letzteres hat seinen Grund darin, daß die Oberflächengröße des Thallus nicht bestimmt werden konnte. Die Transpirationsverluste wurden deshalb prozentual auf gleiches Gewicht bezogen, was nur bei einigermaßen ähnlicher Gestalt zu vergleichbaren Werten führt. Nun hatte aber *F. serratus* in der zu den Versuchen benutzten Jahreszeit z. T. seine flachen „Fruchtkörper". *F. vesiculosus* fruchtete damals nicht; er hat dafür aber die Blasen; *F. platycarpus* trug wiederum massenhaft die hier mehr rundlichen Fruchtkörper. Alle diese Gebilde vermehren natürlich das Volumen im Verhältnis zur Oberfläche und erschweren dadurch den Vergleich, um so mehr als die Fruchtkörper, wie wir noch sehen werden, sich beim Austrocknen anders verhalten als der übrige Thallus. Die dadurch bedingten Schwierigkeiten werden bei geeigneter Versuchsanstellung zu überwinden sein; aber diese Aufgabe mußte späteren Untersuchungen überlassen bleiben.

Die Methodik war die denkbar einfachste. Das von den bei Ebbe freigelegten Standorten auf Felsen bei der Düne oder am Westufer von Helgoland geholte Material wurde ausgesucht, unter Zuhilfenahme von Seewasser oberflächlich gereinigt und durch Abschwenken und Abtropfen vom anhaftenden Wasser befreit. Die zum Versuch dienenden Stücke wurden dicht über einer Gabelung abgeschnitten und nach Bestimmung ihres Gewichtes im Laboratorium über ausgespannte Bindfäden gehängt. Da Temperatur und Feuchtigkeitsgehalt der Luft wechselten und nicht eigens gemessen wurden, waren streng genommen nur nebeneinander gleichzeitig ausgeführte Messungen vergleichbar. Gewogen wurde auf einer Apothekerwage mit Hornschalen auf zehntel Gramm.

Die ersten Versuche dienten der Frage, ob verschieden schwere Stücke in bezug auf den prozentualen Wasserverlust soweit übereinstimmten, daß mit Hilfe eines nicht zu großen Materiales brauchbare Durchschnittswerte zu erhalten waren. Es zeigte sich, daß die Differenzen doch ziemlich erheblich waren, daß aber bei nicht zu großen Ansprüchen an die Genauigkeit doch gewisse Ergebnisse deutlich hervortraten. Da ich mich in der Zahl der zeitraubenden

Wägungen beschränken mußte, wurden nur 3—4 Stücke für jeden Versuch genommen. Würde die Arbeit durch Benutzung von Hebelwagen, an denen das Gewicht unmittelbar abgelesen werden kann, erleichtert werden, könnte man bessere Durchschnittswerte durch Verwendung von 10—20 Stücken bekommen. Zunächst kann es sich somit leider nur um einen ersten Anfang handeln.

1. Ich gebe zunächst als Beispiel einen Versuch mit fünf Thallus-Stücken von *Fucus serratus*, aus dem man den Genauigkeitsgrad der Wägungsergebnisse ersehen kann.

Tabelle I.

Gewicht im frischen Zustand in g	Nach Stunden 16		39	
	Gewicht g	Prozent vom Frischgewicht	Gewicht g	Prozent vom Frischgewicht
28,1	12,3	46	7,8	28
29,5	13,6	46	8,5	29
32,3	16,2	50	10,0	30
35,9	16,9	47	11,4	32
48,7	24,6	53	14,9	30
Durchschnitt 34,9	16,7	48	10,5	30

Wenn man also die Stücke nach ihrem Gewicht anordnet und nach einiger Zeit wieder wiegt, so bleibt die Reihenfolge dieselbe. Daraus geht schon hervor, daß der Gewichtsverlust zum Anfangsgewicht in einer gewissen Beziehung stehen muß. Rechnet man dann aus, wieviel Prozent vom Frischgewicht nach einer gewissen Zeit noch übrig ist, so ergibt sich, daß die Werte nicht so sehr verschieden untereinander sind, obgleich das kleinste Stück nur 57 % des größten wiegt. Es ist also möglich, den Durchschnittswert zu verwenden, zumal wenn darauf geachtet wird, daß die Anfangsgewichte nicht so stark verschieden sind wie in Tabelle I. Unter dieser Voraussetzung kann man sogar, wie der nächste Versuch zeigen wird, schon mit drei Stücken auskommen. Immerhin macht sich doch die Andeutung eines gewissen Ganges der Wasserverluste bemerkbar: Die kleinsten Stücke haben nach 16 Stunden mehr transpiriert als die größten. Das war zu erwarten, da die Thalluslappen sich teilweise etwas decken und um die großen Stücke bei fast ruhiger Luft etwas mehr Wasserdampf sich anhäufen wird, als um die kleinen. Was die Beschaffenheit der Stücke nach

Wasserverlust anbelangt, so waren nach 16 Stunden die Spitzen hart. Nach 39 Stunden waren die Thalli noch durchaus nicht spröde, obgleich sie nun „lufttrocken“ waren; denn nach weiteren 5 Tagen war ihr Gewicht ungefähr dasselbe geblieben. Es schwankte etwas mit dem Dampfgehalt der Luft, soweit er ohne besondere Messung an der Witterung erkennbar war. Das Endgewicht der lufttrockenen Thalli war bei *Fucus serratus* auch in anderen Versuchen etwa 30% des Frischgewichtes. Jetzt war natürlich keine Beziehung zwischen der Größe der Stücke und dem relativen Wasserverlust mehr zu erwarten, da Gleichgewicht mit der Wasserdampftension der Luft erreicht war.

2. Ganz entsprechend fiel der nächste Versuch mit 3 Stücken von *Fucus serratus* aus. Hier differierten die Anfangsgewichte weniger. Eine Wägung wurde schon nach 8 Stunden vorgenommen. Außerdem wurde der Versueh länger fortgesetzt.

Tabelle II. *Fucus serratus.*

Gewicht im frischen Zustand in g	Nach Stunden 8		24		48	
	Gewicht g	Prozent vom Frischgewicht	Gewicht g	Prozent vom Frischgewicht	Gewicht g	Prozent vom Frischgewicht
25,6	15,3	59	11,0	40	10,3	40
26,4	17,0	64	11,8	44	11,0	40
32,4	22,3	69	14,6	45	11,9	39
Durchschnitt 28,1	18,2	64	12,5	43	11,1	40

Wieder sehen wir, daß der prozentuale Wasserverlust um so geringer ist, je größer die Stücke sind, daß aber diese Differenzen sich allmählich ausgleichen. Schon nach 8 Stunden ist die transpirierte Wassermenge sehr erheblich, denn sie beträgt 36% des Frischgewichtes. Die Pflanzen sind aber bis auf die Spitzen noch weich und sicher lebensfähig. Nach einem Tag sind sie allerdings fast steif, nur das größte Stück ist noch etwas weicher. Die anderen beiden sind fast oder ganz lufttrocken. Das Trockengewicht ist hier scheinbar etwas größer, weil die Stücke anfangs nicht ganz frisch waren.

3. Der dritte Versuch (Tab. III, Fig. 1 u. 2) wurde nun mit je drei Stücken von allen drei Arten angestellt, und die Wägungen wurden anfangs alle 2 Stunden vorgenommen. Man sieht, daß schon

nach 2 Stunden überall ein erheblicher Wasserverlust eingetreten ist, der bei *F. serratus* und *vesiculosus* 9—10 % beträgt, bei *F. platycarpus* aber nur 7 %.

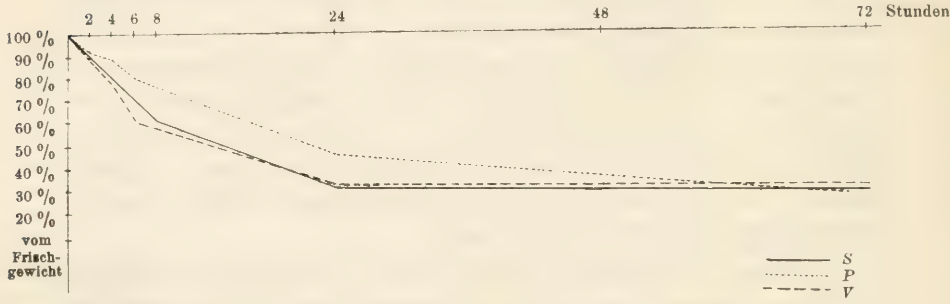


Fig. 1 und 2 (zu Tab. III, Vers. 3).

P = *F. platycarpus* . *S* = *F. serratus* - - - - - -. *V* = *F. vesiculosus* ———.
Den Kurven sind die auf das Frischgewicht = 100 bezogenen relativen Gewichte nach 2, 4, 6, 8, 24, 48 und 72 Stunden zugrunde gelegt.

Auch weiterhin verliert *F. platycarpus* weniger schnell Wasser als die beiden anderen Arten. Man könnte darin einen Hinweis auf einen Zusammenhang mit dem Standort sehen, da ja diese Art höher hinauf geht als jene, also länger trockengelegt wird. Zur Vorsicht in der Deutung mahnt aber die Tatsache, daß *F. vesiculosus* nicht, wie dann zu erwarten wäre, langsamer austrocknet als *Fucus serratus*, sondern schneller. Offenbar ist also die Sache anders zu deuten. Wahrscheinlich sind es die dicken, schleimigen Fruchtkörper, die das Austrocknen erschweren. Diese sind in meinen Versuchen den beiden langsamer trocknenden Arten gemeinsam. Verfolgen wir den weiteren Ver-

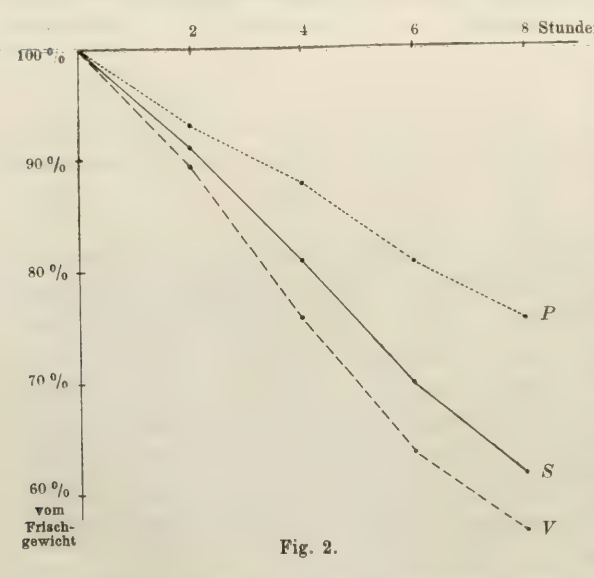


Fig. 2.

Tabelle III.

Gewicht im frischen Zustand in g		Nach Stunden										Nach Tagen					
		2		4		6		8		24		2		3		4	
		Gewicht g	Prozent vom Frischgewicht	Gewicht g	Prozent vom Frischgewicht	Gewicht g	Prozent vom Frischgewicht	Gewicht g	Prozent vom Frischgewicht	Gewicht g	Prozent vom Frischgewicht	Gewicht g	Prozent vom Frischgewicht	Gewicht g	Prozent vom Frischgewicht	Gewicht g	Prozent vom Frischgewicht
		Fucus serratus.															
	22,8	20,8	91	18,3	80	15,9	70	14,0	61	7,6	33	7,6	33	7,3	32		
	25,2	23,0	91	20,0	79	17,5	70	15,3	61	7,9	31	7,9	31	7,5	30		
	40,6	37,2	91	33,5	83	28,9	71	25,5	63	11,8	29	11,1	27	10,5	26		
Durchschnitt	29,5	27,0	91	23,9	81	20,8	70	18,3	62	9,1	31	8,9	30	8,4	28,5	8,1	28
		Fucus vesiculosus.															
	16,6	14,5	87	12,0	72	10,0	60	8,6	52	4,8	29	5,2	31	4,9	30		
	23,2	20,9	90	17,9	77	14,8	64	13,2	57	7,2	31	7,6	33	7,2	31		
	26,7	24.1	90	20,8	78	17,8	67	16,0	60	9,2	34	9,1	34	8,6	32		
Durchschnitt	22,2	19,8	89,5	16,9	76	14,2	64	12,6	57	7,1	32	7,3	33	6,8	31	6,7	30
		Fucus platycarpus.															
	29,2	26,3	90	25,2	86	23,0	79	21,4	73	12,2	42	9,5	32,5	8,0	27		
	33,1	31,3	94	29,1	88	27,2	82	25,8	78	16,6	50	12,3	37	9,5	29		
	36,0	34,0	94	31,8	88	29,4	82	27,9	78	16,3	45	12,1	34	9,9	28		
Durchschnitt	32,8	30,5	93	28,7	88	26,5	81	25,0	76	15,0	46	11,3	34,5	9,1	28	8,2	25

lauf der Gewichtsabnahme, so sehen wir, daß *F. serratus* und *F. vesiculosus* nach 24 Stunden annähernd das Endgewicht erreicht haben, also „lufttrocken“ geworden sind, während *F. platycarpus* noch weiter an Gewicht abnimmt. Schließlich aber verliert die letztgenannte Art sogar mehr an Gewicht als die beiden anderen Arten. Dies kann zwar keine ökologische Bedeutung haben, ist für die Deutung aber doch von Belang, weil daraus hervorgeht, daß *F. platycarpus* einen höheren Wassergehalt hat als die anderen. Ihm schließt sich in der Beziehung *F. serratus* zunächst an, während *F. vesiculosus* den geringsten Wassergehalt hat. Das ist kaum anders zu deuten als auf Grund der Fruchtkörper; die vermöge ihrer Schleimmassen am meisten Wasser, also am wenigsten feste Substanz enthalten.

Daraus wäre zu schließen, daß der Schleim die Wasserverdunstung herabsetzt, was unten zu schildernde Versuche bestätigen. Demnach wären also die aus der Tab. III ersichtlichen Ergebnisse kaum in ökologischer Hinsicht zu verwerten, vielmehr darauf zurückzuführen, daß zur Zeit der Versuche zufällig zwei der Arten Fruchtkörper trugen, die dritte nicht. Sehen wir uns die Zahlen weiter an, so erkennen wir dieselben Gesetzmäßigkeiten, die schon bei den ersten Versuchen besprochen worden sind. Die Gewichtsverluste sind am ersten Tage wieder im großen ganzen um so geringer, je größer das Anfangsgewicht ist. Nur bei der ersten Wägung ist das noch kaum ersichtlich, offenbar, weil nicht nur zwischen den Thalluslappen, sondern auch auf den übrigen Oberflächen noch Wasser vorhanden ist. Zuletzt werden schließlich diese Unterschiede unregelmäßig, weil man sich dem Endzustand nähert.

Verfolgen wir nun noch den Gang der Gewichtsabnahme, wie er am besten aus der Kurventafel 1 ersichtlich ist, so finden wir in der ersten Zeit in gleichen Zeitabschnitten annähernd gleichen Wasserverlust, also geradlinigen Abfall der Kurven. Später nähern sie sich der Horizontalen. Nach einem Tage ist annähernd das Endgewicht erreicht. Diese Kurve entspricht ganz der Entwässerung eines Kolloides. Darauf wird zurückzukommen sein.

4. In einem weiteren Versuch wurden die zweistündigen Wägungen 12 Stunden lang fortgesetzt, um zu sehen, ob der Übergang zur Horizontalen schon nach 8 Stunden beginnt und ganz allmählich vonstatten geht oder ob vielleicht der geradlinige Abfall noch weiter schreitet, und die Kurve dann mit einem Knick sich

zur Horizontalen wendet. Ich gebe hier der Kürze wegen nur das Gesamtgewicht der vier zum Versuch verwendeten Stücke von *Fucus serratus*, da die Einzelwägungen nichts Neues zeigten. Zum Vergleich wurde eine Landpflanze, und zwar *Euphorbia helioscopia* von einem Felde auf dem Helgoländer Oberland, herangezogen. Die Versuchsanstellung war ganz die gleiche wie bei *Fucus*. Transpirationswägungen an anderen *Euphorbia*-Stücken, die in Reagenzgläsern mit Wasser standen, zeigten am ersten Tage keine erheblichen Abweichungen in der Menge des abgegebenen Wassers.

Tabelle IV.

	Fucus serratus		*Euphorbia helioscopia*	
nach Stunden	Gewicht	Prozent des Frischgewichtes	Gewicht	Prozent des Frischgewichtes
0	129,9	100	15,2	100
2	119,2	93,3	15,0	98
4	102,8	79	14,5	95
6	91,2	70,2	14,2	93
8	79,5	61,2	13,8	91
10	71,4	54,9	13,4	88
12	65,5	50,4	13,1	86
24	46,2	35,5	11,6	76
48			9,4	61
72			7,7	51

Diese Werte wurden in Kurve 4 eingetragen. Aus ihr ersieht man, daß der prozentuale Gewichtsabfall bei beiden Versuchspflanzen in den ersten 12 Stunden annähernd geradling verläuft, nur für *Fucus* sehr viel rascher als für *Euphorbia*. Für ersteren ist daraus zu schließen, daß der Wasserverlust, solange man sich noch nicht sehr dem Gleichgewicht mit der Atmosphäre nähert, von dem noch vorhandenen Wasser ziemlich unabhängig ist, was wiederum den Verhältnissen beim Austrocknen von Hydrogelen entspricht, bei denen ebenfalls ein nennenswerter osmotischer Druck und dadurch beeinflußte Wasserdampftension nicht existiert. Erst bei sehr geringem Wassergehalt macht sich die Quellungskraft des Gels bemerkbar; dann allerdings mit sehr erheblichen Kräften, wie sie sich bei unserm Untersuchungsmaterial auch in dem mit der relativen Wasserdampfsättigung der Atmosphäre wechselnden Gewicht zeigt, das auf Wasseraufnahme aus der Luft schließen läßt.

Die *Euphorbia* verhält sich darin etwas anders. Nicht nur, daß die relative Transpiration anfangs viel geringer ist, sondern es wird auch das die „Lufttrockenheit“ anzeigende, durch Gleich-

gewicht mit der Atmosphäre physikalisch gekennzeichnete Endgewicht nicht nach einem Tage wie bei *Fucus* erreicht, sondern erst ungefähr nach 3 Tagen, und auch dann zeigt sich, daß der Wassergehalt der Pflanze bedeutend niedriger ist, indem etwa die Hälfte, nicht wie dort nur der dritte Teil feste Substanz ist. Vor allem aber ist der Übergang viel allmählicher. Das ersieht man am besten aus der Kurvenfigur 3, in der für den weiteren Verlauf der Transpiration von *F. serratus* noch die Werte aus Tab. III eingetragen sind.

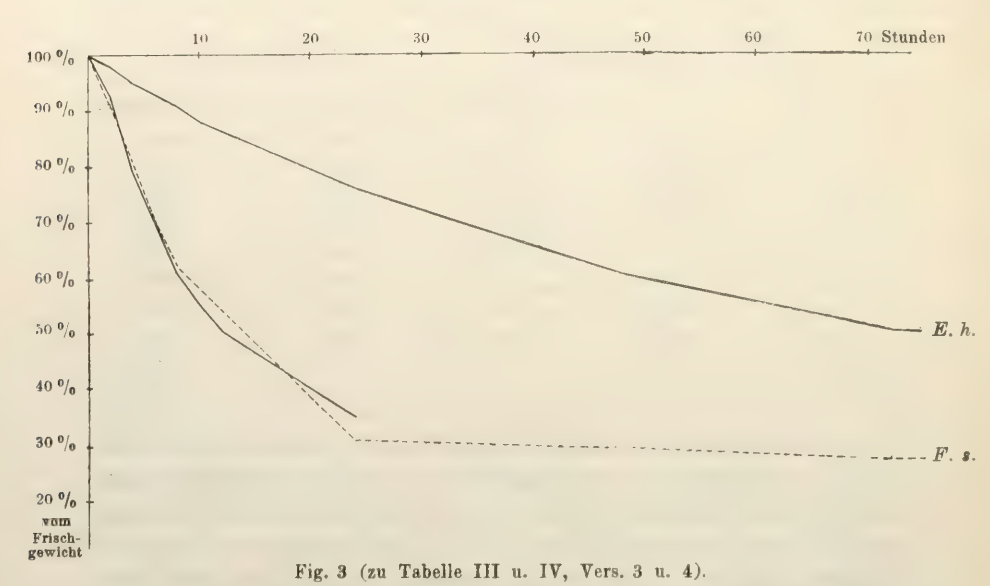


Fig. 3 (zu Tabelle III u. IV, Vers. 3 u. 4).

E. h. = *Euphorbia helioscopia* Vers. 4 ———. *F. s.* = *Fucus serratus* Vers. 3 - - - - - - u. Vers. 4 ———.

Den Kurven sind die auf das Frischgewicht = 100 bezogenen relativen Gewichte nach 2, 4, 6, 8, 10, 12, 24, 48 und 72 Stunden zugrunde gelegt.

Aus diesen Versuchen ergibt sich schon mit großer Wahrscheinlichkeit, daß sich die Tange nicht nur quantitativ, sondern auch grundsätzlich anders verhalten als Landpflanzen. Während bei diesen für die Transpiration die Beschaffenheit der Epidermis maßgebend ist, wird sie bei den *Fucus*-Arten und anderen Meeresalgen durch die quellungsfähigen, derb gallertartigen bis knorpeligen Zellwände des ganzen Algenthallus bestimmt. Bei den Landpflanzen ist die Kurve des Wasserverlustes zuerst bestimmt durch die Öffnungsweite der Spaltöffnungen, die sich bei meiner leicht wel-

kenden Versuchspflanze bald geschlossen haben dürften, später durch die Durchlässigkeit der Kutikula und zuletzt wohl auch durch die Konzentration des Zellsaftes, die bei zunehmendem Welken die Wasserdampftension an der Oberfläche mit bestimmen dürfte. Auf diese Verhältnisse kann hier nicht näher eingegangen werden. Bei den Tangen ist es jedenfalls anders. Die Verdunstung ist anfangs gleich der einer freien Wasseroberfläche und wird weder durch eine Kutikula behindert, noch durch die Zellinhaltsstoffe beeinflußt. Sie geht deshalb in gleichem Ausmaß weiter, bis die Kolloide der Zellwände soweit austrocknen, daß an der Oberfläche

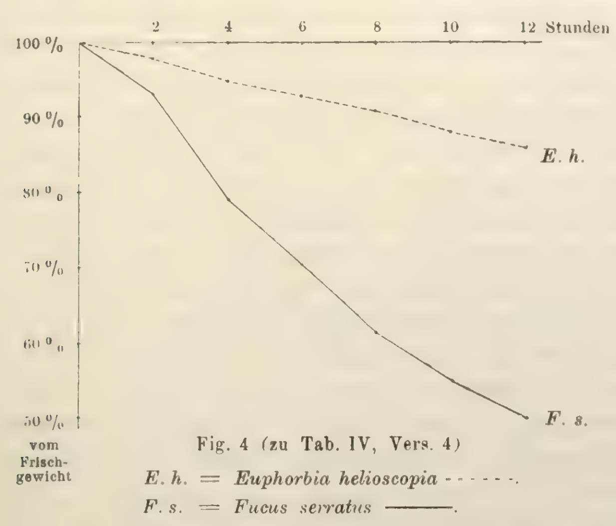


Fig. 4 (zu Tab. IV, Vers. 4)

E. h. = *Euphorbia helioscopia* - - - - - -.

F. s. = *Fucus serratus* ———.

Den Kurven sind die auf das Frischgewicht = 100 bezogenen relativen Gewichte nach 2, 4, 6, 8, 10 und 12 Stunden zugrunde gelegt.

eine wasserarme Schicht entsteht, die einerseits durch die Quellungskraft die Wasserdampftension herabsetzt, andererseits den Nachschub durch Erschwerung der Diffusion erschwert. Da die wasserhaltende Kraft eines Hydrogels sich erst bei erheblicher Entwässerung, dann aber stark bemerkbar macht, wird die Verdunstung nun ziemlich plötzlich herabgesetzt. In diesem Zustand ist das Objekt nicht mehr weit von dem Gleichgewicht mit der Wasserdampfspannung der Atmosphäre entfernt und fühlt sich nun auch bald trocken und hart an.

Am klarsten ersieht man den Unterschied zwischen beiden Versuchsobjekten daraus, daß eine lufttrockene *Fucus*-Pflanze in

Seewasser wieder die ursprüngliche Gestalt und annähernd auch das Anfangsgewicht erlangt. Bei erneutem Austrocknen bekommt man dann dieselbe Gewichtskurve wie das erste Mal, was bekanntlich bei einer Landpflanze nicht eintritt. Daraus geht am deutlichsten hervor, daß die lebenden Zellen und ihr Turgor dabei keine Rolle spielen. Die reversible Entquellung der Zellwände ist das maßgebende.

Bei solchen Versuchen mit wieder aufgeweichten *Fucus*-Stücken ist es nötig, zum Einquellen Seewasser zu nehmen. Süßwasser verhält sich etwas anders. Dies zeigt der folgende Versuch:

5. Zwei Thallusstücke wogen frisch 35,9 und 32,3 g. Nach dem Trocknen waren die Gewichte 11,9 und 10,3. Das erste wurde in See-, das zweite in Süßwasser aufgeweicht. Nach 16 Stunden wurden beide herausgenommen. Das erste Stück zeigte sich etwas schleimiger als zuvor, das zweite war ungeheuer schleimig und zeigte an den Haargruben der Fruchtkörper gelbe Würstchen, die verquollenen Massen der Antheridien. Nach 75 Min. Abtropfen waren beide äußerlich noch etwas feucht und wurden in diesem Zustande gewogen. Das erste wog 29,6, das zweite 30,4 g. Beide Stücke haben nach dieser Zeit nicht ganz das Anfangsgewicht erreicht; denn das erste hatte 80, das zweite 94 % des Frischgewichtes. In Süßwasser wird aber mehr Wasser aufgenommen als in Seewasser, und zwar ist dafür, wie besondere Versuche zeigten, aber auch ohnehin erwartet werden mußte, der Kochsalzgehalt des Meerwassers allein verantwortlich. Das entspricht ja durchaus den üblichen Verhältnissen bei Kolloiden. Auffallend ist nun aber, daß das in Süßwasser geweichte Stück zuerst langsamer Wasser abgibt als das in Seewasser gequollene, das sich, wenn man von gleichem Anfangsgewicht ausgeht, genau wie ein frisch dem Meere entnommenes verhält, obgleich es sicherlich tot ist. Nach einem Tage wog das erste Stück 14,5 g, 49 % vom Anfangsgewicht, während die entsprechenden Zahlen bei dem anderen 20,1 g und 66 % waren.

6. Entsprechend ist das Ergebnis nach viel kürzerem Einweichen. Die beiden Stücke 1 und 3 von Versuch 2, wieder von *F. serratus*, hatten das Frischgewicht 25,6 und 32,4 g gehabt. Nach einer Woche wogen sie 10,6 und 12,1 g, hatten also das nach 2 Tagen erreichte Gewicht annähernd beibehalten (Tab. II). Nun wurden sie 10 Min. eingeweicht, 1 in Süß-, 3 in Seewasser. Nach gründlichem Abschwenken, als sie oberflächlich glanzlos waren, wogen sie:

Tabelle V.

1.	19,5 g =	76 %	des Frischgewichtes,
2.	27,5 g =	85 „	„ „ .

nach weiteren 30 Minuten Einweichen:

1.	25,1 g =	98 %	des Frischgewichtes,
2.	41,3 g =	127 „	„ „ .

Jetzt hat also das in Seewasser eingeweichte Stück annähernd das Anfangsgewicht erreicht, während das in Süßwasser eingeweichte dieses sogar erheblich überschritten hat. Die Ursache dafür liegt aber nur darin, daß die Stücke im Anfang nicht ganz frisch waren; andernfalls tritt das nie ein. Nach einem Tage 12,2 g = 48 % und 24,4 g = 75 % des Frischgewichtes. Also hat wiederum das in Süßwasser eingeweichte Stück viel langsamer Wasser verloren als das in Seewasser eingeweichte. Das gilt aber, wie weitere Versuche zeigten, nur für die erste Zeit; später wird das Verhältnis umgekehrt.

7. Die 4 Stücke von *F. serratus* von Versuch 4 (Tab. IV) hatten frisch zusammen 129,9 g gewogen, nach einem Tage wogen sie 46,2 g, also 35,5 %. Sie wurden 22 Stunden in Seewasser gelegt und 50 Min. zum Abtropfen aufgehängt, worauf sie 117,7 g wogen, d. h. 91 % des Frischgewichtes. Da dieses Gewicht ungefähr dem nach 2 Stunden in Versuch 4 entspricht, so wurden diese beiden einem Vergleich der Transpiration eines frischen und eines aufgeweichten *Fucus*-Thallus zugrunde gelegt.

Tabelle VI.

		nach 6 Stunden	1 Tag	4 Tagen
1. Nach 2stündiger Transpiration:	119,2 g	67 %	35,5 %	28 %
2. Aufgeweicht:	117,7 g	72 „	40 „	29 „

Daraus geht hervor, daß die aufgeweichten Stücke ungefähr im selben Tempo, wenn auch ein wenig langsamer Wasser verloren als die lebenden vom selben Wassergehalt. Ein ähnlicher Versuch, der sich an den in Tab. III niedergelegten anschloß, wurde mit Süßwasser gemacht.

8. Drei frische Thallusstücke von *F. serratus* wurden über Nacht in Süßwasser gelegt. Es traten wieder ungeheure Schleimmassen aus, die großenteils entfernt wurden. Die prozentualen Gewichte nach verschieden langer Verdunstung wurden auf das von diesen Stücken nach $^3/_4$stündigem Abtropfen erreichte Gesamtgewicht bezogen. Zum Vergleich wurden die nach gleich langen

Zeiten von den in Versuch 3 und 4 benutzten frischen Pflanzen erreichten Gewichte dazu gestellt.

Tabelle VII.

	Nach Stunden			
	2	4	6	24
1. Frische Pflanzen 88,6 g	81,0 g = 91 %	71,8 g = 81 %	62,3 g = 70 %	27,3 g = 31 %
2. „ „ 129,9 g	119,2 g = 93 „	102,8 g = 79 „	91,2 g = 70 „	46,2 g = 36 „
3. In Süßwasser gewässerte Pflanzen . 98,0 g	87,7 g = 86 „	73,3 g = 79 „	68,3 g = 70 „	34,6 g = 35 „

	Nach Tagen		
	2	3	4
1. Frische Pflanzen 88,6 g	26,6 g = 30 %	25,3 g = 29 %	24,4 g = 28 %
3. In Süßwasser gewässerte Pflanzen . 98,0 g	19,2 g = 20 „	17,2 g = 18 „	16,8 g = 17 „

Aus diesen Daten geht hervor, daß der relative Wasserverlust von frischen und gewässerten *Fucus*-Stücken anfangs gleich groß ist. Erst später macht sich ein erheblicher Unterschied bemerkbar, indem die in Süßwasser aufgeweichten Thalli schließlich viel mehr an Gewicht verlieren als die frischen. Das liegt aber, wie man sieht, an dem Verlust an Trockensubstanz durch die Abgabe des Schleimes und an dem erhöhten Wassergehalt durch vermehrte Quellung. Wird das Aufweichen in Seewasser vorgenommen, so sind diese Erscheinungen viel weniger hervortretend. Im ganzen hat demnach der gleichartige prozentuale Gewichtsverlust seine Ursache in der der Zeit proportionalen Wasserabgabe, der durch die Hydrogelnatur der hierfür maßgebenden Zellwände bedingt ist.

Zusammenfassung.

1. Die Transpiration des *Fucus*-Thallus ist bei ungefähr gleichartigen Stücken proportional dem Anfangsgewicht.

2. Sie schreitet am ersten Tage mit der Zeit geradlinig fort. Bei Annäherung an das der Lufttrockenheit entsprechende Gewicht macht die Kurve des Gewichtsverlustes einen Knick und geht ziemlich plötzlich in die Horizontale über.

3. Dies steht im Gegensatz zu der Transpiration welkender Landpflanzen, die an sich auf das Frischgewicht berechnet viel

geringer ist und außerdem erheblich langsamer fortschreitet, so daß ein allmählicher Übergang zum Trockengewicht stattfindet.

4. Werden trockene *Fucus*-Thalli eingeweicht, so nehmen sie in Seewasser ganz das frische Aussehen an, erreichen aber das Anfangsgewicht nicht ganz. Ihre Transpiration ist, auf gleichen Anfangswassergehalt bezogen, der frischer Stücke gleich. In Süßwasser nehmen sie mehr Wasser auf und geben dabei, besonders aus den Haargruben, große Mengen von Schleim ab, wodurch die besonders große Quellbarkeit der dort befindlichen Kolloide bewiesen wird. Die Transpiration solcher Stücke ist zunächst geringer als die frischer, das relative Trockengewicht ist aber erheblich kleiner.

5. Aus diesen Ergebnissen geht hervor, daß die wasserhaltende Kraft eines *Fucus*-Thallus nur von der Quellbarkeit der Zellmembranen abhängt, nicht aber von einer besonderen Oberflächenschicht oder von den osmotischen Verhältnissen der lebenden Zellen.

Prag, im Dezember 1922.

Zur Kenntnis des Mechanismus der Samenausschleuderung von Oxalis.

Von

Fritz Overbeck.

Mit 12 Textfiguren.

Einleitung.

Bei der Samenausschleuderung der *Oxalis*-Arten handelt es sich nicht um den sonst so häufigen Fall, daß irgendwelche Teile der Fruchtknotenwand dabei mechanisch wirksam sind oder den Schleudermechanismus tragen, sondern darum, daß der Mechanismus am Samen selber sitzt und ein Teil des Samens den andern fortschleudert.

Die Beobachtung dieses Vorgangs ist frühzeitig gemacht worden, und schon in Schkurs Botanischem Handbuch I (1791) findet sich eine Beschreibung der *Oxalis*-Samen sowie ihrer Ausschleuderung; dazu eine Abbildung auf Tafel 125. Schkur schreibt: „. . . jeder Saame ist in dem Behältnisse noch von einem besonderen weißen Umschlag umgeben. Wenn sich das Saamenbehältnis bey der Reife öffnet, daß die äußere Luft auf den Umschlag wirkt, so springt derselbe mit einer Schnellkraft auf, wirft den Saamen weit von sich und der Ueberzug bleibt zurück." — De Candolle nennt in seiner Pflanzenphysiologie Röper als den Entdecker der Samenausschleuderung von *Oxalis*. Röper weist dieses Urhebertum aber von sich und führt in den Anmerkungen seiner Übersetzung der De Candolleschen Physiologie verschiedene Autoren an, die den Vorgang vor ihm beschrieben haben. Diese älteren Berichte besagen im wesentlichen nichts anderes als der Schkurs; von Interesse ist darüber hinaus nur die Deutung jenes weißen Umschlags als Arillus, die ihm De Candolle und Gärtner geben. Auch Bischof spricht von einem Arillus. Johs. Gärtner schreibt: „Arillus carnosus

albus semen totum involvens, primum glaber et undique clausus, demum vero apice elastice dehiscens et in se revolutus, corrugatusque semen cum ingenti impetu explodens." Tatsächlich handelt es sich nicht um einen Samenmantel; es ist vielmehr das äußere Integument, das sich zu der weißen Schleuderschicht ausbildet. Aber auch ohne diese Verhältnisse gerade durch Untersuchung einer jungen Samenanlage festgestellt zu haben, wendet sich Auguste de Saint-Hilaire gegen die Auffassung seiner Vorgänger. Er meint, um einen Arillus könne es sich nicht handeln, da die fragliche Schicht bei *Oxalis* einen vollkommen geschlossenen Sack bilde, während die wahren Samenmäntel an einem Ende offen seien, und so spricht er von einem tégument extérieur charnu. Die Entstehung der elastischen Hülle bei *Oxalis* aus dem äußeren Integument hat auch Treviranus richtig erkannt, allein die fälschliche Bezeichnung Arillus behält er bei. In späterer Zeit hat Lohde die Samenausschleuderung beschrieben, und ungefähr gleichzeitig Hildebrand, der zum ersten Mal versucht den Mechanismus näher aufzudecken, ohne aber zum Beleg seiner Erklärung das Experiment genügend heranzuziehen. Das tut zum ersten Mal Zimmermann, aber doch nicht so, daß nicht gegen seine Versuche schwerwiegende Einwände zu machen wären. Später liefert Chauvel noch einmal eine Erklärung des Schleudervorgangs, aber auch wieder rein aus dem oberflächlich Gesehenen heraus auf gewisse physiologische und physikalische Verhältnisse schließend und ohne seine Theorie durch irgend einen Versuch zu stützen.

Es fehlte bei alle diesen Arbeiten das exakte experimentelle Vorgehen, wie es auf ähnlichen Gebieten zuerst von Steinbrinck durch Versuch und Messung angewandt wurde und dessen sich v. Guttenberg bei seinen Untersuchungen über den Mechanismus von *Ecballium* und *Cyclanthera* bedient hat. So erschien es denn angebracht, angesichts der verschiedenen, einander widerstreitenden Arbeiten, in denen das fragliche Problem außerdem immer nur als Bruchteil einer größeren Arbeit in wenigen Absätzen abgetan wurde, noch einmal die Frage aufzuwerfen und zu versuchen, Klarheit zu schaffen.

Meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Professor Jost, unter dessen Leitung diese Arbeit entstand, bin ich dafür zu wärmstem Dank verpflichtet. Auch Herrn Professor Lieske danke ich für das Interesse, das er diesen Untersuchungen entgegenbrachte.

Abschnitt I.

Bau des Fruchtknotens, der Samenanlagen und ihre Entwicklung zum Samen.

Der Fruchtknoten ist 5fächerig. Die Samenanlagen sind anatrop und hängend mit ventraler Raphe; ihre Lage ist zentralwinkelständig. In jedem Fache entwickeln sich ein bis viele Samen. Bei *Oxalis acetosella*, an die ich mich in erster Linie bei meinen Untersuchungen gehalten habe, und auf die sich die folgenden Angaben beziehen, soweit es nicht anders vermerkt ist, sind es ein bis drei Samen in jedem Fache.

Die folgenden Befunde hinsichtlich des Baus der Samenanlagen stimmen mit den kurzen Angaben Hofmeisters überein und den etwas eingehenderen Untersuchungen Billings, stehen aber im Widerspruch zu denen von Lohde und Chauvel. Ein Nucellus ist zur Zeit der Befruchtung nicht mehr vorhanden. Die beiden Integumente sind gut ausgebildet. Das innere Integument (Fig. 1) besteht zu dieser Zeit aus vier Zellagen, von denen die innerste durch besonders dichten Inhalt auffällt. Sie und die beiden folgenden Lagen werden aus annähernd kubischen Zellen gebildet. Die vierte, also äußerste Lage des inneren Integumentes besteht aus Zellen, die in der Längsrichtung der Samenanlage stark gestreckt sind und im Querschnitt eine viel geringere Größe besitzen als die übrigen Zellen des inneren Integuments. Aus dieser Zellage geht die spätere Hartschicht des Samens hervor. Das äußere Integument wird auf der der Placenta zugekehrten Seite (Funikulus-Seite) von 7 bis 8 Zellagen gebildet. Bis zur gegenüberliegenden, in der Samenanlage nach außen gewendeten Seite aber gehen die Lagen auf drei herunter. In der innersten Lage hat man kubische, sehr inhaltreiche Zellen; in der darauf folgenden weniger regelmäßige, und in der äußersten Lage parallelepipedische, radial leicht gestreckte Zellen, die sich wiederum durch einen sehr dichten Inhalt auszeichnen. Hierüber liegt als Abschluß nach außen ein kutikulaähnliches Gebilde, das bereits vor der Befruchtung eine merkwürdige Dicke zeigt und das weiterhin

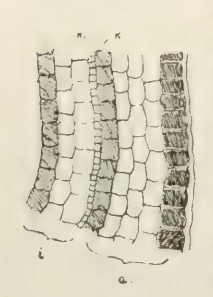


Fig. 1. *Oxalis acetosella.* Querschnitt durch die junge Schleuderschicht und inneres Integument. *a* = Äußeres, *i* = inneres Integument, *H* = junge Hartschicht, *K* = Kristallschicht.

noch Gegenstand eines besonderen Interesses sein wird. Der Funikulus ist derartig mit dem äußeren Integument verwachsen, daß er der Samenanlage aufliegt wie die Raupe dem Raupenhelm. Dadurch wird in der Chalazagegend eine Art Höcker gebildet, dem, wie wir später sehen werden, eine Bedeutung bei der Samenausschleuderung zukommt. Der dünne Gefäßstrang, der den Funikulus durchzieht, löst sich an der Chalaza in ein kleines Büschel auf, von dem aus sich noch einige gestreckte Zellen gegen die Basis des Embryosacks erstrecken.

Verfolgt man den Verlauf der Entwicklung der beiden Integumente nach der Befruchtung, so zeigt sich, daß die drei inneren Lagen des inneren Integuments allmählich durch das Endosperm verdrängt werden und vollständig verschwinden. Die Außenmembran des Endosperms, die ursprüngliche Embryosackwand also, erfährt schließlich als Abgrenzung gegen die Hartschicht eine Verkorkung oder Kutisierung. Erst durch mehrmaliges Aufkochen mit 20 % Kalilauge lassen sich die mit Sudanglyzerin kräftig färbbaren Stoffe aus der Membran entfernen. Die Elemente der nun folgenden Hartschicht verdicken sich erst spät, und noch zu einer Zeit, wo die unter ihr liegenden Zelllagen bereits durch das Endosperm verdrängt sind und die erwähnte verkorkte Lamelle ausgebildet ist, erscheint die Hartschicht auf Querschnitten gewöhnlich gequetscht und zusammengedrückt. Schließlich aber verdicken sich ihre Membranen so weit, daß von den Zellumina nicht mehr viel übrigbleibt; das heißt, den auch später noch deutlich erkennbaren mittleren Lamellen werden zahlreiche Folgelamellen aufgelagert. An manchen Stellen bildet die Hartschicht eine doppelte Lage, und wo das der Fall ist, lassen ihre Zellen kleine Interzellularen zwischen sich. Kurz vor der Ausschleuderung der Samen — in den letzten 24 Stunden etwa — nimmt die Schicht eine kräftige Braunfärbung an.

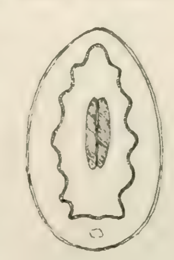


Fig. 2. Nahezu reifer Samen, quer.

Lohde macht ganz und gar andere Angaben. Nach ihm besteht das äußere Integument nur aus einer, das innere Integument aus zwei Zellagen. Die übrigen zur Zeit der Befruchtung noch vorhandenen Zellagen schreibt er dem Knospenkern zu. So kommt er zu dem Befunde, daß bei den Oxalideen nicht die Integumente den Hauptanteil an der Bildung der Testa haben, sondern daß sie im wesentlichen aus dem Knospenkern hervorgeht. Von Pax ist

diese Angabe Lohdes übernommen worden. Chauvel erkennt zwar das Fehlen des Knospenkerns richtig, rechnet aber die Hartschicht zum äußeren anstatt zum inneren Integument. Zur selben Zeit, wo die Verdickung der Hartschicht beginnt, fängt die Schicht an, auf Querschnitten eine Wellung zu zeigen (Fig. 2), die immer ausgeprägter wird und am fertigen Samen schließlich zur Ausbildung von Rippen und Tälchen führt, die von der Mikropyle zum Chalazaende verlaufen (Fig. 6). Diese Wellung kommt durch ungleichmäßiges Wachstum des Endosperms zustande, das an Orten, wo die Rippen entstehen sollen, mehr Zellen ausbildet, als dort, wo die Tälchen zu liegen kommen.

Gehen wir jetzt zum äußeren Integument über, so finden wir in seiner innersten Lage eine verschiedenartige Ausbildung der Zellen, je nachdem, ob sie einem Tälchen oder einer Rippe der Hartschicht anliegen. Die Zellen, die in einem Tälchen liegen, führen in einem späteren Zustande je einen Kristall von Kalziumoxalat. Es handelt sich meist um rhombische Tafeln, die zugespitzt sind und die die Zellen fast ganz ausfüllen. Anders ist es bei den Zellen, die auf einer Rippe liegen: Hier fehlen die Kristalle. Die äußeren Tangentialwände sind, wie die der Tälchenzellen überhaupt, dünn; die inneren Tangentialwände, sowie die Radialwände dieser auf den Rippen liegenden Zellen aber sind stark verdickt (Fig. 3). Wenn das äußere Integument sich bei der Samenausschleuderung loslöst, bleiben von der Kristallschicht diese verdickten Radialwände sowie die inneren Tangentialwände auf der Hartschicht stehen und tragen zur Vermehrung der Rauhigkeit ihrer Oberfläche bei. Davon wird aber weiterhin noch zu reden sein.

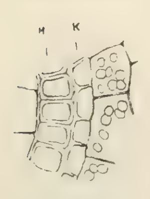


Fig. 3. Hartschicht u. Kristallschicht auf einer Rippe in späterem Zustand. *H* und *K* wie in Fig. 1.

Obgleich das äußere Integument sich also nicht ganz vollständig ablöst, wird der Einfachheit wegen später, wenn vom Abspringen der „Schleuderschicht" die Rede sein wird, nicht jedesmal wiederholt werden, daß einige Reste der Kristallschicht auf der Hartschicht sitzen bleiben. Die Zellen dieser Kristallschicht standen ursprünglich den übrigen des äußeren Integuments an Größe nicht nach; zur Zeit der Samenausschleuderung aber sind sie bei weitem die kleinsten Elemente. Auch die Größenverhältnisse der übrigen Zellagen verschieben sich im Laufe der Entwicklung. Sowohl die Zellen der Epidermis, wie die der zweitinnersten Lage sind später

bedeutend kleiner, als die der mittleren Lagen, während zur Zeit der Befruchtung keine nennenswerten Größenunterschiede bestanden.

Abgesehen von der Kristallschicht ist das ganze äußere Integument von einer Zeit ab, wo die Elemente der Hartschicht anfangen sich zu verdicken, reichlich mit Stärke angefüllt, und zum Schluß, wenn die Hartschicht braun geworden ist, macht das Integument den Eindruck einer durchscheinenden fleischigen Hülle, die den braunen Samen allseitig umgibt. Diese Hülle – der weiße Umschlag, wie Schkur sagt – ist es, die das Fortschleudern des Samens bewirkt und die deshalb als Schleuderschicht bezeichnet sein möge.

Das erwähnte kutikulaartige Gebilde ihrer Außenseite, das schon anfangs durch seine Dicke und frühzeitige Ausbildung aufgefallen war, hat jetzt eine außerordentliche Dicke erreicht, besonders im Vergleich mit den Membranen der darunterliegenden Zellen (Fig. 4). Auf der Funikulusseite des ausgebildeten Samens wurde ihre Dicke mit 11 μ gemessen. Bis zur gegenüberliegenden, in der Kapsel nach außen gekehrten Seite verringert sie sich um gut die Hälfte; durchschnittlich wurden hier 5 μ gemessen. Dies führt also, ebenso wie die Abnahme des äußeren Integuments selbst, die oben beschrieben wurde, zur Bildung eines Ortes geringsten Widerstandes, an dem später das Aufreißen der Schleuderschicht erfolgt. Diese auch in der Literatur mehrfach erwähnte, aber niemals näher charakterisierte „Kutikula“ zeigt zunächst Reaktionen der Suberin- und Kutinstoffe. Das heißt, sie färbt sich mit Sudanglyzerin lebhaft rot, mit Chlorzinkjod gelbbraun und widersteht konzentrierter Schwefelsäure. Chlorophyllösung färbt grün. 20 % Kaliumhydroxyd führt beim Erwärmen augenblicklich, ohne daß es bis zum Sieden erhitzt zu werden braucht, zur Bildung von gelblichen Klumpen, die sich schließlich in der Lauge lösen. Auch 10 % Kaliumhydroxyd ruft unter den gleichen Bedingungen nach einiger Zeit dieselben Erscheinungen hervor. Auffällig ist indessen schon, daß selbst in der Kälte 20 % Kaliumhydroxyd nach mehrstündiger Einwirkung zu lösen vermag. Wendet man 30 % Kalilauge an, so geschieht das in der Kälte bereits nach einigen 10 Minuten. Es ist dann gut zu verfolgen, wie zunächst das ganze Gebilde schwammartig aufgetrieben wird und alsdann jene gelblichen Klumpen bildet, die vermutlich aus Kaliseifen

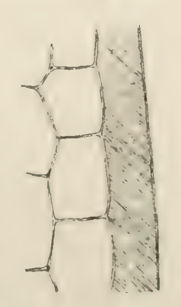


Fig. 4.
Außenhaut.

bestehen. Kochendes Wasser sowie siedendes Öl blieben ohne Einwirkung. In all diesen Fällen widersteht jedoch der Kalilauge zunächst eine dünne äußere Lamelle, die erst nach stärkerem Erhitzen mit 20 % Kalilauge verschwindet. Dieses Häutchen ist zweifellos eine echte Kutikula. In dem übrigen Teil der Membran hat man es aber mit etwas anderem zu tun. Es kann sich auch nicht um etwas handeln, das unter den Begriff „Kutikularschicht“ fallen würde, um kutisierende Stoffe also, die in Kohlehydratlamellen eingelagert sind; denn eine eigentliche Kohlehydratunterlage ließ sich nicht nachweisen, und das Verhalten gegen Kalilauge ist durchaus verschieden von dem der Kutikularschichten von Blättern bei *Agave*, *Ilex* und *Ficus elastica*, die zum Vergleich herangezogen wurden. Denn während bei diesen die fraglichen Schichten erhalten bleiben und nur die kutisierenden Substanzen entfernt werden, verliert die Schicht bei *Oxalis* jede Membran- oder Lamellenform. Der größte Teil ihrer Substanz bildet die beschriebenen gelben Klumpen. Daneben tritt aber auch noch eine feinkörnige ebenfalls gelbe Masse auf, die aber nicht als Grundlage der Schicht angesehen werden kann und die, wenn sie überhaupt stofflich anders beschaffen ist, nur eine verhältnismäßig schwache Einlagerung darstellt. Nach Einwirkung von Fettlösungsmitteln, Äther und Chloroform zeigte die Schicht keine Veränderungen in ihrem Verhalten. Eigentümlich und durchaus abweichend von dem der Suberin- und Kutinstoffe ist folgendes Verhalten: Mit Methylenblau tritt, abgesehen von der dünnen echten Kutikula, eine sehr kräftige blauviolette Färbung ein, die sich auch nach Einbettung in Glyzeringelatine hält, während alle übrigen Teile der Schleuderschicht sich darin entfärben. Es wurden nun Reaktionen auf die verschiedensten Membransubstanzen angestellt, soweit man deren Vorhandensein nur irgend für möglich halten konnte. Die Methylenblaufärbung ließ an Pektinstoffe denken. Versuche mit Rutheniumrot ergaben indessen nur eine sehr schwache Färbung, auch wenn der Farbstoff in ammoniakalischer Lösung angewandt wurde. Färbungen mit Anilinsulfat und Phloroglucinsalzsäure auf Lignin verliefen ebenfalls erfolglos. Mit Phloroglucin erhielt man zwar eine sehr schwache gelbrötliche Färbung, aber nicht die geringste Andeutung von violettrot. Daß verholzende Stoffe nicht wesentlich am Aufbau beteiligt sein können, ergibt sich auch daraus, daß die Lamelle nach 24stündiger Behandlung mit Javellewasser, das ja die Ligninstoffe in kurzer Zeit entfernt, keine Veränderungen

zeigt. Es sei nun eine interessante Färbung erwähnt, über deren Bedeutung sich allerdings zurzeit noch nicht viel sagen läßt.

Eine besonders auffällige Eigenschaft der dicken „Kutikula" ist ihre große Elastizität. Beim Aufspringen der Schleuderschicht kontrahiert sie sich um rund 35 % ihrer ursprünglichen Länge. Das ist für ein derartig dickes Membrangebilde eine ungewöhnliche Kontraktion. Durch diese rein äußerliche Ähnlichkeit mit dem Verhalten der elastischen Fasern des tierischen Bindegewebes veranlaßt, wurde die Wirkung zweier Elastin-Farbstoffe versucht. Der erste war der bekannte „May-Grünwald" (Methylenblau-Eosin). Daß er auch hier, wie sonst bei den Elastinsubstanzen, eine kräftige Blaufärbung ergab, sagt noch nichts Neues, da sich die dicke Lamelle auch mit reinem Methylenblau gut färbte. Beim zweiten handelt es sich um einen neuen noch nicht veröffentlichten, amphochromen Teerfarbstoff „Elastin H" (Hersteller Dr. Karl Hollborn, Leipzig) über den zurzeit noch nicht mehr mitgeteilt werden kann, als daß seine Elastinfärbung in der histologischen Technik für spezifisch gelten kann. Seine Verwendbarkeit bei pflanzlichen Objekten ist noch nicht näher untersucht; zweifellos würde er aber auch hier von Bedeutung sein, denn er ergibt im pflanzlichen Gewebe sehr schöne, ebenso kräftige wie klare Doppelfärbungen von rot und blau, die in Canadabalsam haltbar sind. Im vorliegenden Falle färbte er die dicke Außenmembran der Schleuderschicht rot und die darunterliegenden Zellagen blau. Das bedeutet wieder die Farbreaktion der elastischen Fasern. Bei *Agave* und *Ficus* färbte sich die Kutikula nicht, wohl aber die verholzten Elemente der Gefäßbündel. Daß aber die Ursache der Färbung bei *Oxalis* nicht in Ligninstoffen zu suchen ist, geht aus dem oben Gesagten hervor. Weitere Farbreaktionen sind folgende: Safranin kirschrot. (Diese Farbe nehmen im allgemeinen plasmatische, verholzte und verkorkte Elemente an.) Die orangerote, für Pektinstoffe charakteristische Färbung trat nicht ein, die anfangs nach der starken Methylenblaufärbung erwartet wurde. Benzoazurin: färbt nicht. Benzopurpurin: schwach orangerot. Hämatoxylin-Ehrlich: färbt nicht. Jodjodkalium: gelbbraun.

Nach alledem ist es klar, daß man es hier mit einem noch unbekannten Membranstoff zu tun hat, dessen chemische Zusammensetzung leider nicht untersucht werden konnte. Es mußte vielmehr genügen, ihn durch die angeführten Reaktionen einigermaßen charakterisiert zu haben. Es braucht wohl kaum gesagt zu werden,

daß nähere Beziehungen zwischen ihm und dem Elastin, dessen Farbreaktion er gibt, äußerst unwahrscheinlich sind, schon da sich die elastischen Fasern gerade durch ihre Resistenz gegen Kalilauge auszeichnen. Eine Lamellierung konnte trotz der Dicke innerhalb des fraglichen Stoffes nicht mit Sicherheit festgestellt werden. Von außen nach innen gerechnet sind nur folgende drei „Schichten“ zu unterscheiden: Die echte Kutikula, die dicke Schicht des fraglichen Stoffes und die darunter liegenden Zellulosemembranen der ersten Zellage.

Über die Beschaffenheit der übrigen Teile der Schleuderschicht ist folgendes zu sagen: Nach Behandlung mit Javellewasser ergeben die Membranen mit Jodjodkalium und Schwefelsäure die Zellnlosereaktion. Die Methylenblaufärbung ist nicht besonders kräftig und ist gar nicht zu vergleichen mit der der dicken Außenhaut. Bei Einbettung in Glyzeringelatine verschwindet sie sehr rasch wieder. Dennoch scheint das Gewebe reich an Pektinstoffen zu sein: Werden Schnitte mit Rutheniumrot vorgefärbt und dann mehrere Tage mit Kupferoxydammoniak behandelt zur Entfernung der Zellulose, so behalten sie Struktur und Färbung bei. Versucht man umgekehrt die Pektinverbindungen zu entfernen und die Zellulose zu erhalten, indem man Schnitte $^1/_2$ Stunde lang in 2 % Salzäure kocht, auswäscht und dann längere Zeit mit kochender 2proz. Kalilauge behandelt, so zerfällt das an und für sich schon zarte Gewebe vollständig. Man wird auch hieraus auf eine starke Beteiligung von Pektinverbindungen am Aufbau der Membranen schließen dürfen. Dem Kochen mit verdünnter Säure, ohne nachfolgende Behandlung mit kochender 2proz. Kalilauge, widerstehen die Schleuderschichten. So wurden Schnitte 9 Stunden mit 5 % Schwefelsäure bei 90° behandelt und auch zeitweise aufgekocht, ohne daß die Membranen sich stark veränderten. Hemizellulosen scheinen also nicht oder nur wenig vorhanden zu sein.

Abschnitt II.

Die Ausschleuderung der Samen.

Die chasmogamen Frühlingsblüten von *Oxalis acetosella* erheben sich an ihren Blütenstielen über die Laubblätter hinaus. Ist die Befruchtung vollzogen und fallen die Blütenblätter ab, so erfolgt dicht unterhalb des Kelches eine Abwärtskrümmung des Blütenstieles, und die junge Kapsel wendet sich nunmehr nach unten und

hält sich in der Höhe der Laubblätter. Kurz vor der Reife aber, etwa zur selben Zeit, wo die Hartschicht des Samens anfängt, sich zu bräunen, richtet sich die Kapsel wieder senkrecht in die Höhe, hebt sich über die Laubblätter hinaus und verschafft so den Samen ein freies Schußfeld.

Auch die kleistogamen Sommer- und Herbstblüten, die sich oft halb unter dem Laub des Waldbodens verborgen halten, erheben sich zur Zeit der Samenreife über die Laubblätter heraus; dabei führen die Blütenstiele die eigenartigsten karpotropischen Krümmungsbewegungen aus, um die Kapsel in die günstigste Lage zu bringen.

Die Ausschleuderung selber erfolgt, wie schon erwähnt, dadurch, daß die aus dem äußeren Integument hervorgegangene Schleuderschicht auf einer Reißlinie auseinanderplatzt, sich mit großer Heftigkeit zurückrollt und dabei den Samen fortschleudert. An seinem Mikropylenende läuft er spitz zu, und die Schleuderschicht zeigt hier ein gut entwickeltes Hilum und am gegenüberliegenden Ende eine ähnlich gestaltete zäpfchenartige Bildung, die aus dem Höcker hervorgegangen ist, den der Funikulus an der Samenanlage in der Chalazagegend bildete. Dieses sind die beiden stärksten Punkte der Schleuderschicht, und zwischen ihnen erfolgt, entlang der am stärksten konvexen Linie des Samens, der Riß. Ein Trennungsgewebe, derart, daß die voneinander weichenden Zellen sich in ihrer Mittellamelle trennen, ist nicht ausgebildet; das zeigen die zerrissenen Membranen längs des Risses an der abgesprungenen Schleuderschicht. Aber dadurch, daß sowohl die Schleuderschicht selbst, als auch ihre dicke Außenhaut auf dieser Linie dünner, als an anderen Stellen ist, und die beiden genannten Verdickungen ein Weitergehen des Aufreißens verhindern, sind Ort und Ausdehnung des Risses von vornherein festgelegt. Die Orientierung des Samens innerhalb der Kapsel ist so, daß die Rißlinie nach außen gekehrt ist.

Nun erfolgt das Zurückrollen der Schleuderschicht, und zwar mit so großer Geschwindigkeit, daß sich der Vorgang mit den Augen nicht verfolgen läßt. Sie findet dabei ein Widerlager an den Radialwänden der Kapsel und an der Placenta und schleudert den Samen weit fort. Nach meinen Beobachtungen bekommt dabei die Kapsel erst in diesem Augenblick einen Riß, wird also regelrecht aufgeschlagen. Wenigstens habe ich an den reifen Kapseln vor der Ausschleuderung nie einen Riß bemerken können. Jedoch ist die Rißstelle gut vorgebildet (Fig. 5); denn während man an allen

anderen Teilen der Kapseln ein lückenloses Gewebe findet, liegt hier eine Anzahl von kleineren Zellen in außerordentlich lockerem Verband; sie lassen große Interzellularen zwischen sich und trennen sich bei der Samenausschleuderung so voneinander, daß selten Zellen dabei zerrissen werden.

Um an reifen Samen das Zurückrollen der Schleuderschicht verfolgen zu können, brachte ich Samen in erstarrende Gelatine und Gummi arabicum von bereits so fester Konsistenz, als es nur möglich war, ohne den Samen vorzeitig beim Einbringen zum Springen zu bringen. Allein ohne Erfolg. Auch in diesem dichteren Medium erfolgte die Bewegung mit nicht sichtlich verringerter Geschwindigkeit. Es läßt sich aber ein Einblick in den Vorgang gewinnen nach Beobachtung unreifer Samen, bei denen die Schleuderschicht gerade anfängt, sich abzuheben, wenn man sie verletzt, und nach Betrachten abgesprungener Schleuderschichten, die durch längeres Liegen in Alkohol ihre Einrollung zum Teil rückgängig gemacht haben. Bis zu dem Augenblick, wo sich die Schicht vom Samen vollständig losgelöst und umgestülpt hat, so daß die ursprüngliche Außenseite nach innen zu liegen gekommen ist, hat sie eine Bewegung um die lange Achse des Samens gemacht. Den Endzustand dieses Vorganges zeigt Fig. 7. Dann aber erfolgt eine andere Bewegung, die am einfachsten dadurch gekennzeichnet ist, daß das Hilum und die ihm gegenüberliegende zweite zäpfchenartige Verdickung sich einander nähern, bis die dann gänzlich zusammengerollte Schleuderschicht das Aussehen der Fig. 8 zeigt. Die Rippen und Tälchen des Samens, die auch an der Schleuderschicht ausgeprägt sind, werden also bei dieser zweiten Bewegung mit ihren Enden zusammengebogen, während sie bei der ersten Bewegung verhältnismäßig gestreckt bleiben. Vor dem Ausschleudern, sowie im Stadium der Fig. 7 laufen Rippen und Tälchen in zwei Punkten zusammen: im Hilum und an der Stelle der zweiten zäpfchenartigen Verdickung. Nun aber, wo diese beiden Punkte sich fast bis zur Berührung einander genähert haben, scheinen

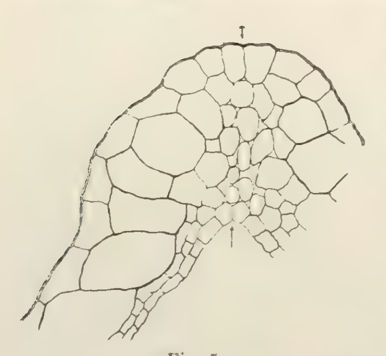


Fig. 5.
Oxalis acetosella. Querschnitt durch die Wandung eines Kapselfaches an der Aufrißstelle.

Rippen und Tälchen von einem einzigen Punkt auszustrahlen. Es soll übrigens im vorhergehenden nicht gesagt sein, daß bei der Einrollung die beiden Bewegungsarten tatsächlich zeitlich scharf voneinander getrennt verlaufen. In Wahrheit wird die zweite ihren Anfang nehmen, ehe die erste vollkommen beendet ist, und die scharfe Trennung der beiden voneinander wurde nur vorgenommen, um den ganzen Vorgang durch Zerlegung in zwei Komponenten anschaulicher machen zu können.

An dieser Stelle sei auf eine irreführende Abbildung aufmerksam gemacht, die sich in Baillons Hist. des plantes und Dictionnaire botan. findet und von dort von Engler-Prantl und v. Wettstein übernommen wurde. Baillon zeichnet an der zurückrollenden Schleuderschicht eine Streifung, die gerade senkrecht zu der tatsächlich vorhandenen, nämlich zu den Rippen und Tälchen ver-

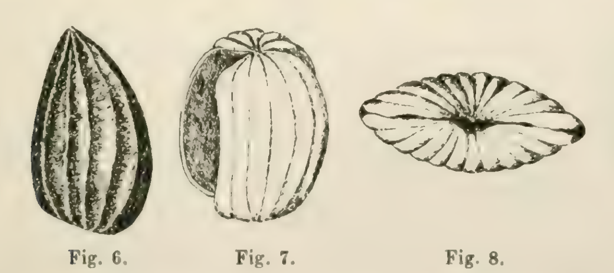


Fig. 6. Fig. 7. Fig. 8.

Fig. 6. *Oxalis acetosella.* Reifer Same ohne Schleuderschicht. Fig. 7 und 8. Schleuderschicht (siehe Text).

läuft. Wahrscheinlich hat er sich durch das Aussehen der abgesprungenen Schleuderschicht (Fig. 8) irreführen lassen und war der Meinung, daß in der Richtung der langen Achse der Schleuderschicht auch die lange Achse des Samens gelegen habe. Dafür spricht auch seine Darstellung der abgesprungenen Schleuderschicht, die beim Ausschleudern des Samens in der Kapsel stecken geblieben und durch den Spalt eines geöffneten Kapselfaches hindurch sichtbar ist. Sie wendet hier ihren Riß nach außen. Diese Abbildung muß gleichfalls zu falschen Vorstellungen führen; denn normalerweise liegt die Schleuderschicht, die übrigens in den meisten Fällen mit dem Samen aus der Kapsel herausspringt, so in ihrem Fache, daß der Riß der Innenseite der Placenta zugewendet ist, wie man es nach den Bewegungen, die sie vollführt, auch gar nicht anders erwarten kann.

Die Trennung der Schleuderschicht von der Hartschicht erfolgt in der Kristallschicht, wobei ihre dünnen Membranen einfach zerreißen. Dabei bleiben die größeren Teile der Zellen samt den Kristallen an der Oberfläche der Hartschicht des Samens haften. Aber auch an der abgesprungenen Schleuderschicht kann man sehr häufig die feinen Membranreste der zerrissenen Kristallschicht wahrnehmen. Lohde, der dieses Zerreißen innerhalb der Kristallschicht gar nicht bemerkt hat, vielmehr der Meinung gewesen sein muß, die Loslösung der Schleuderschicht erfolge auf der Hartschicht selbst, wundert sich darum sehr begreiflicherweise über das plötzliche Verschwinden der Kristalle aus der Schleuderschicht.

Eine wichtige Rolle im Schleudermechanismus spielen die Rippen und Tälchen des Samens oder allgemeiner die Gestaltung seiner Oberfläche. Schon Ballerstädt hat bei *Oxalis stricta* und *O. corniculata* darauf hingewiesen, daß die seitlichen Furchen, in die die Erhebungen der Schleuderschicht hineinpassen, als Schienen wirken, die die Bewegung nach vorn vorschreiben. Wäre der Samen glatt, liefe er Gefahr, nach oben oder unten umzuschlagen. Das ist zweifellos richtig. Untersucht man aber die Samen anderer *Oxalis*-Arten, so findet man eine ganz verschiedenartige Gestaltung der Oberfläche und kommt dabei, über die spezielle Deutung der Streifung bei *O. stricta* hinaus, noch zu einem allgemeineren Gesichtspunkt, unter dem die Oberflächengestaltung der *Oxalis*-Samen zu betrachten ist.



Fig. 9. Reifer Same von *O. stricta* ohne Schleuderschicht.

Nach dem Material, das zur Untersuchung zur Verfügung stand, lassen sich drei verschiedene Typen unterscheiden. Zum ersten gehört *O. acetosella.* Auf jeder Seite des Samens befinden sich hier in der Regel 6 Längsrippen, die alle an der Mikropyle beginnen und zum Chalazaende verlaufen (Fig. 6). Der zweite ist der *O. stricta*-Typ (Fig. 9). Die Streifung verläuft hier quer. Außerdem umzieht den Samen in der Ebene der beiden größeren Achsen eine Ringfurche, aus der sich auf der Seite, auf der der Riß der Schleuderschicht erfolgt, noch ein hervorspringender Kiel erhebt. Zu diesem Typ scheint die Mehrzahl der *Oxalis*-Arten zu gehören. Festgestellt wurde dies bei *O. stricta*, *O. corniculata*, *O. sericea*, *O. ceratilis*, *O. europaea*, *O. Navieri.* Einen dritten Typus stellt *Biophytum* dar. Eine Streifung wie bei den beiden vorhergehenden fehlt, vielmehr ist der ganze Same mit Höckern

besetzt, die ebensogut in Längsreihen wie in Querreihen angeordnet betrachtet werden können.

Es scheint also zunächst nicht darauf anzukommen, daß diese oder jene Art von Furchung vorhanden ist, sondern daß überhaupt eine Rauhigkeit vorhanden ist. Hätte man es mit einem glatten Samen zu tun, so würde er nur durch eine einzige, an der hinteren Kante angreifende, radial gerichtete Kraft *(R)* vorwärts getrieben werden (Fig. 11). Ist aber der Same rauh, so bieten sich außerdem auf beiden Seiten Angriffspunkte für tangential gerichtete Kräfte (*T*, Fig. 10). Dabei ist es von untergeordneter Bedeutung, wie die Rauhigkeiten beschaffen sind. Welcher von beiden Samen, der rauhe oder der glatte, eine sicherere Führung seiner Bewegung erhält, ist klar. Beide stehen etwa in einem Verhältnis zueinander wie zwei Ruderboote, von denen man das eine mit einer Stange, die am Heck angesetzt ist, vor sich herschiebt, das andere dagegen mit zwei Stangen fortschiebt, die an den Dollen, also zu beiden Seiten mittschiffs, angesetzt sind. Das erste Boot sowie auch der glatte Same befinden sich zur angreifenden Kraft in einem labilen Verhältnis. Bei der geringsten Störung laufen sie Gefahr, nach der einen oder andern Seite aus der Richtung zu schlagen. Das wird durch das Vorhandensein von Rauhigkeiten am Samen und damit durch das Angreifen von tangentialen Kräften verhindert.

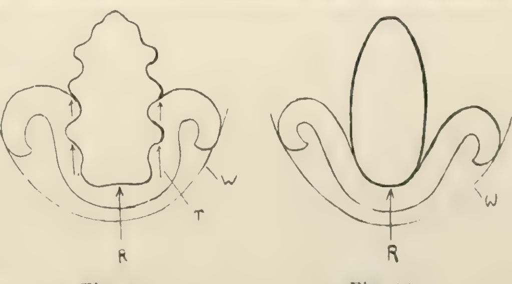


Fig. 10. Fig. 11.

Bei dem *Oxalis acetosella*-Typus mit Längsstreifung lassen sich der Same und die beiden Hälften der Schleuderschicht mit einer beiderseitig gezähnten Zahnstange und zwei Zahnrädern vergleichen. Auf jeder Seite befindet sich eins, und sobald sie (an den Kapselwänden) Widerstand gefunden haben, treiben sie durch ihre Drehung die Zahnstange (den Samen) vorwärts. Daß eine derartige Anordnung in dem vorher entwickelten Sinn äußerst günstig wirken muß, ist einleuchtend. Beim *Biophytum*-Typus mit Höckern und entsprechenden Vertiefungen an Samen und Schleuderschicht liegen die Verhältnisse ähnlich. Auch hier ließe sich der Zahnradvergleich anwenden. Beim *Oxalis stricta*-Typ kommen die Rippen als solche.

da sie quer verlaufen, als Angriffspunkte von Tangentialkräften nicht in Frage. Allein sie tragen doch so viele Unebenheiten durch die erwähnten Reste der Kristallschicht, daß sicherlich die Reibung so groß ist, daß doch Tangentialkräfte zur Wirkung kommen. Das aber bewirken die Querreihen hier zweifellos: Sie verhindern, daß der Same nach oben oder unten umschlägt, wie es schon Ballerstädt zeigte; denn eine Bewegung um seine kleinste Achse ist dem Samen bei der Ausschleuderung unmöglich, solange er die Schleuderschicht, in deren Nuten die Rippen des Samens hineinpassen, nicht vollständig verlassen hat.

Hildebrands Ansicht über die Natur des Schleudermechanismus ist folgende: Die inneren Zellagen der Schleuderschicht befinden sich zur Zeit der Reife in einem stärker turgeszenten Zustande als die äußeren. Durch diese Turgordifferenz wird schließlich das Platzen der Schleuderschicht bewirkt, worauf sich der bereits beschriebene Vorgang der Zurückrollung und Samenausschleuderung vollzieht. Zimmermann meint nun dagegen: „Sollte diese Erklärung richtig sein, so ist es klar, daß, wenn man solche Samen mit Mitteln behandelt, die die Turgeszenz aufheben, dieses Aufspringen nicht mehr erfolgen kann. Ich fand nun aber, daß nach mehrstündigem Liegen in 10proz. Salzlösung das Fortschleudern der Samen noch in derselben Weise erfolgt. Ferner beobachtete ich, daß an Schnitten von Samen, die tagelang in Spiritus gelegen hatten, auf Zusatz von Wasser sich die Außenschicht (Schleuderschicht) stets vom Samen abbiegt.“ Zimmermann ist der Ansicht, daß unter der Einwirkung der 10proz. Salzlösung jede Turgeszenz aufgehoben sein müsse. Wenn trotzdem noch ein Aufspringen der Samen erfolge, seien eben andere als Turgorspannungen dafür verantwortlich zu machen. Er führt dann auf Grund des eben angegebenen Verhaltens von Spiritusmaterial den Mechanismus auf Quellungserscheinungen der Membranen zurück, wobei die starke Außenhaut als Widerlage dient. Daß außerdem noch Turgeszenzverhältnisse mitwirken, stellt er übrigens nicht in Abrede. Eine Erklärung von Lohde, die aber nichts als eine Beschreibung des Schleudervorgangs ist und nichts Neues besagt, kann hier übergangen werden. Erwähnt sei noch seiner Eigentümlichkeit wegen das, was Chauvel sagt: . . . on constate dans ces éléments (in denen der Schleuderschicht) la présence d'un mucilage abondant. A notre avis c'est par sa présence qu'il faut expliquer la projection élastique. A la maturité de la graine, toute cette couche se con-

tracte . . . et cette couche, devenue sèche, membraneuse, s'enroule avec rapidité par l'effet de la contraction du mucilage."

Die erste Angabe Zimmermanns ließ sich leicht bestätigen: Selbst nach 17stündigem Liegen in 10 % KNO_3 sprangen die Samen noch, wenn auch nicht mehr ganz mit der ursprünglichen Gewalt. Allein das sagte nicht viel, denn es war wahrscheinlich, daß die starke Außenhaut das Eindringen der Salpeterlösung überhaupt verhinderte. Um die Aufhebung der Turgeszenz sicherer zu erreichen, wurden ringförmige Abschnitte aus der abgesprungenen Schleuderschicht herausgeschnitten, so daß die Salpeterlösung jetzt von drei Seiten her eindringen konnte. Es zeigte sich, daß der Schnitt seine Einrollung nur zum kleinen Teil rückgängig machte. Wurde statt des ringförmigen Ausschnittes die ganze abgesprungene Schleuderschicht in Salpeterlösung gelegt, so war das Zurückgehen der Einrollung so geringfügig, daß es kaum mit dem bloßen Auge wahrzunehmen war. Es scheint also, als wenn dem ringförmigen Schnitt gegenüber die abgesprungene Schleuderschicht als Ganzes eine gewisse Starrheit besitzt, die durch ihre Form bedingt ist, wie ja auch in ähnlicher Weise ein vom Wind überklappter Regenschirm dem Zurückbringen in die alte Form einen Widerstand entgegensetzt, dessen Ursache in der Gestalt des Schirmes liegt.

Was den zweiten Befund Zimmermanns anbelangt, nämlich daß an Samenschnitten, die tagelang in Alkohol gelegen hatten, sich die Schleuderschicht bei Zusatz von Wasser abbiegt, so ließ sich auch das bestätigen. Freilich erwies sich dieses Abheben der Schicht als recht geringfügig, und Alkoholmaterial durch Quellungsmittel, wie Wasser, Kalilauge oder Salzsäure, gar zum Springen zu bringen, war ganz unmöglich. Überhaupt waren bei Material, das durch Alkohol abgetötet worden war, in den Schleuderschichten jegliche Spannungszustände zerstört, einerlei, ob sie direkt in Alkohol oder nach Zusatz von Wasser oder in Kalilauge daraufhin untersucht wurden. Das zeigt schon, daß es sich nicht um einen Quellungsmechanimus handeln kann. Zwar sind die pektinreichen Membranen der Schleuderschicht quellbar. Diese Angabe Zimmermanns ist richtig. Sie werden etwas dünner bei Wasserentzug durch starken Alkohol und schrumpfen an der Luft. Sie quellen in kaltem Wasser und noch besser bei Zusatz von Salzsäure. Die stärkste Quellung aber trat an Schnitten ein, die in Benzoazurin gelegt wurden. Bei der eintretenden Färbung hob sich deutlich eine Mittellamelle hervor, auch wurden kleine Interzellularen sichtbar. Eine Verquellung

irgendwelcher Lamellen zu Schleim trat nicht ein, und wie Chauvel dazu kommt, von einem „mucilage abondant“ zu sprechen, ist nicht recht verständlich. Betrachtet man aber die lebenden Zellen einer frisch abgesprungenen Schleuderschicht in Zuckerlösung, so sind ihre Membranen nicht gequollen. Es kann darum die Quellfähigkeit auch kaum eine Rolle im Schleudermechanismus spielen; denn täte sie es, müßten die abgesprungenen reifen Schleuderschichten den unreifen gegenüber gequollene Membranen zeigen.

Wenn man noch unreife Samen mit einer Nadel ritzt oder ansticht, treten sofort weit auseinander klaffende Spalten oder Sprünge in der Außenhaut der Schleuderschicht auf. Die Außenhaut befindet sich also in einem Spannungszustande und ist für das unter ihr liegende Gewebe der Schleuderschicht gleichsam zu eng. Es war nun festzustellen, ob diese Spannung durch ein Ausdehnungsbestreben der Innenseite der Schleuderschicht oder der ganzen Schicht oder durch ein Verkürzungsbestreben der Außenseite zustande kommt, oder ob diese verschiedenen Möglichkeiten zusammen wirken. Es wurden zu diesem Zweck Querschnitte aus noch nicht reifen Samen hergestellt, bei denen die Spannungsverhältnisse in der Schleuderschicht aber doch schon so weit entwickelt waren, daß diese sich von dem zugehörigen Samenausschnitt abhob und zurückrollte. Sie wurde dann neben den Samenschnitt auf einen Objektträger gelegt (Fig. 12). Bei völlig reifen Samen wäre es wegen der zu starken Spannungsverhältnisse unmöglich gewesen, zu einem Schnitt durch den Samen den zugehörigen ringförmigen Abschnitt der Schleuderschicht zu erhalten, da die Schleuderschicht bei der leisesten Berührung fortspringt.

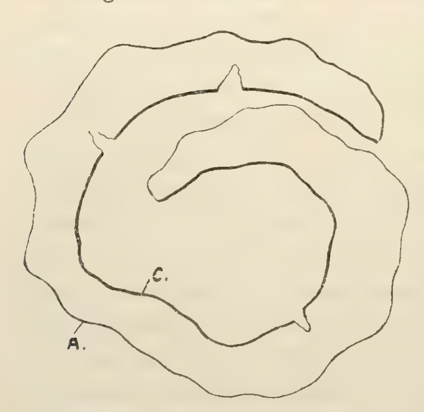


Fig. 12. Erklärung s. Text.

Es wurden mit Hilfe des Zeichenapparates durch Messung folgende Längenverhältnisse festgestellt (Vergrößerung etwa 80mal):

Es betrug der Umfang der Hartschicht des Samens .	300 mm,
die Länge der ursprünglichen Innenseite der Schleuderschicht *(A)*, die der Hartschicht vor dem Abspringen angelegen hatte	397 mm,
es hat also *A* eine Längenzunahme erfahren von . .	97 mm.

Das bedeutet 32,3 % der ursprünglichen Länge. Die dicke Außenhaut, die nun innen liegt, hat jetzt eine Länge von $C = 250$ mm (ohne Spalten gemessen). Auch bei der Herstellung von Querschnitten treten in ihr die erwähnten Rißspalten auf, wie sie die Fig. 12 zeigt. Es sind an diesen Stellen nicht etwa Teile von ihr verloren gegangen. Die Länge $C = 250$ mm ist bereits geringer als die des Umfangs der Hartschicht. Da die Außenhaut noch um die Dicke der Schleuderschicht weiter außen als die Hartschicht gelegen hat, bedeutet das, daß sich die Außenhaut sehr stark verkürzt hat. In Prozenten läßt sich diese Verkürzung nur annähernd angeben, da die ursprüngliche Länge nicht meßbar ist; jedoch hat man einen ziemlich sicheren Anhalt, wenn man den Umfang des Samens samt der Schleuderschicht rekonstruiert und dabei die mittlere Breite des Querschnittes der Schleuderschicht zugrunde legt. Außerdem ist es belanglos, wenn man auf diese Weise einen Fehler selbst von einigen Prozenten erhalten sollte, da man bei Messungen an anderen Schnitten immer von Fall zu Fall abweichende Werte erhält. Daß die Schleuderschicht beim Abspringen ihre Dicke nicht wesentlich ändert, ließ sich mehrfach beobachten. Wird also der rekonstruierte Umfang des Samens + Schleuderschicht = 393 mm als richtig angenommen, so ergibt sich für die Außenhaut eine Verkürzung von 36,3 %.

Im folgenden sind die Messungsergebnisse von vier Fällen in Prozenten angegeben:

	I	II	III	IV
Verkürzung der Außenseite:	36,3	35	33,9	34,5
Verlängerung der Innenseite:	32,3	50	13,3	35,9

Es ist anzunehmen, daß den sehr viel größeren Spannungsverhältnissen vollständig reifer Samen auch noch höhere Zahlen entsprechen. — Festgestellt ist also, daß sich die Innenseite der Schleuderschicht beim Abspringen ausdehnt, während sich gleichzeitig die Außenseite verkürzt.

Es fragt sich nun, ob man es wirklich mit zwei verschiedenen Kräften zu tun hat, einer Druckkraft auf der Innenseite und einer Zugkraft auf der Außenseite, oder ob nur eine von beiden wirksam ist. Letzterer Fall wäre denkbar: Wird z. B. ein elastischer Balken durch eine auf einer Seite in ihm wirkende Druckkraft — es möge Quellung sein — gebogen, so vergrößert sich die Länge

dieser Seite, und während eine neutrale Faser ihre Länge beibehalten kann, kann die andere konkave Seite an Länge abnehmen. Dies ist jedoch bei der Schleuderschicht nicht anzunehmen. Einmal ist es an sich schon unwahrscheinlich, daß die außerordentlich starke Außenhaut ihre Verkürzung einem Druck verdankt, der durch die Ausdehnung der Gegenseite zustande kommt, daß sie also zusammengeschoben wird. Dann aber würden in diesem Falle auch die Rißspalten, nachdem der Schnitt sich umgestülpt hat, zusammengedrückt und geschlossen sein. Das trifft aber nicht zu. Man muß daraus den Schluß ziehen, daß auf der Außenseite tatsächlich eine Zugkraft vorhanden ist, deren Sitz allem Anschein nach in der dicken Außenhaut zu suchen ist. Dennoch ist es nicht so, daß Schnitte, an denen man auf möglichst großen Strecken die Außenhaut entfernt, an denen also die Kontraktionskraft aufgehoben ist, daraufhin ihre Einrollung rückgängig machen. Das geschieht nur zum sehr kleinen Teil. Daß das Zurückgehen der Einrollung auch bei Aufhebung etwaiger Druckkräfte — Turgor oder Quellung — nur zum kleinen Teil stattfindet, ist bereits gesagt. Da nun bei Aufhebung dieser dritten Kraft, der Kontraktionskraft, dasselbe wieder zu finden ist, kann man sagen, daß die Bewegung der Schleuderschicht, nachdem sie sich einmal vollzogen hat, im wesentlichen fixiert ist. Das bedeutet, daß sich während oder nach dem Ausschleudern Wachstumsvorgänge in ihr abgespielt haben müssen. Doch hiervon wird weiterhin noch zu reden sein.

Um festzustellen, wie die Verhältnisse auf der Innenseite der Schleuderschicht liegen, ob hier eine Druckkraft vorhanden ist oder die Ausdehnung durch den Zug der Gegenseite bewirkt wird, wurden die Verhältnisse des osmotischen Wertes in der Schleuderschicht untersucht. Leider erwies sich das Gewebe als ziemlich ungünstig für derartige plasmolytische Untersuchungen. Mit Schnitten ließ sich überhaupt kaum arbeiten, da die Zellen gewöhnlich beschädigt und gequetscht waren oder sehr rasch abstarben. Am besten fuhr man, wenn die ganze abgesprungene Schleuderschicht in das Plasmolytikum gelegt und die am Rande erscheinenden Zellen beobachtet wurden. Auf diese Weise konnte man aber nur für die Zellen der ursprünglichen Innenseite zuverlässige osmotische Werte feststellen. Für die Außenseite lagen die Verhältnisse noch ungünstiger. Von sehr unreifen Samen ließen sich wenigstens Flächenschnitte der Schleuderschicht abheben, solange diese noch am Samen festsaß, und leidlich beobachten. Über reife Schleuder-

schichten ließen sich aber überhaupt keine Angaben machen, denn alle Versuche, die eingerollten Schleuderschichten auseinander zu biegen und von innen zu beobachten, mißlangen.

Da sich die Zellen von *Oxalis stricta* zur Beobachtung der Plasmolyse als etwas günstiger erwiesen als die von *O. acetosella*, wurde nach verschiedenen Versuchen zu *O. stricta* übergegangen. Ehe auf die Befunde hinsichtlich der Turgorverhältnisse einzugehen ist, ist es angebracht, zunächst das Folgende vorauszuschicken. Unreife Samen sind weiß, und sämtliche Zellen der Schleuderschicht, abgesehen von denen der Kristallschicht, enthalten reichlich Stärke. Schon in diesen weißen Samen zeigen sich frühzeitig Spannungsverhältnisse der Schleuderschicht, indem bei leichtem Anstechen die erwähnten Rißspalten auftreten. Beginnt bei fortschreitender Reife die Hartschicht des Samens sich leicht zu bräunen, wobei wegen des Durchscheinens durch die Schleuderschicht der ganze Same hellbraun erscheint, so hat die Spannung bereits soweit zugenommen, daß auf leichten Berührungsdruck hin die Schleuderschicht abspringt. Die Zellen sind dabei immer noch voll von Stärke. Vollständig reife Samen, die sich entweder gar nicht mehr aus der Kapsel heraus präparieren lassen oder bei der leisesten Berührung springen, erscheinen kräftig braun. Die Stärke ist hier in den meisten Fällen ganz, sonst aber zum größten Teil aus den Zellen verschwunden. So läßt sich nach einiger Übung dem Aussehen der Samen nach leicht beurteilen, wie weit ihre Reife vorgeschritten ist und ob sie sich in einem Zustand befinden, in dem sie noch Stärke zu enthalten pflegen oder nicht. Bei Samen von *Oxalis stricta*, die keine Stärke mehr in der Schleuderschicht enthielten, trat die Grenzplasmolyse in einer 16proz. Rohrzuckerlösung ein. Dabei wurden für fünf Fälle folgende Verkürzungen festgestellt: 20 %, 16,5 %, 16,5 %, 24,7 %, 19,4 %.

Dem entspricht ein Mittelwert von *19,4* %, eine Verkürzung, die zwar recht beträchtlich ist, aber doch nicht der Ausdehnung der Innenseite der Schleuderschicht beim Abspringen gleichkommt, die bereits am unreifen Samen 32 % im Mittel betrug. Es muß also ein Teil der ursprünglich osmotischen Dehnung durch plötzliches Wachstum fixiert worden sein. Bei der Berechnung des hier interessierenden osmotischen Wertes kann man nicht, wie sonst üblich, derart vorgehen, daß man unter Berücksichtigung der ermittelten Verkürzung aus dem osmotischen Wert der durch Plasmolyse entspannten Zelle den der gespannten errechnet. Dabei käme man zu einem kleineren Wert, als ihn die entspannte Zelle hatte.

Im *Oxalis*-Schleudermechanismus ist der bei der Ausschleuderung wirksame osmotische Wert nicht kleiner, sondern erheblich größer als der, den die plasmolysierte Zelle der abgesprungenen Schleuderschicht zeigt. Denn bei der Berechnung ist ja nicht das Volumen der turgeszenten Zellen der abgesprungenen Schleuderschicht zugrunde zu legen, sondern das Volumen, das die Zellen vor der Ausschleuderung besaßen. Man hat also folgendermaßen vorzugehen:

Beim Ausschleudern erfuhr die Innenseite der Schleuderschicht eine Dehnung von	32,0 %,
beim Plasmolysieren darauf eine Verkürzung von . .	19,4 „ .
Um	12,6 %

ist also bei der abgeschleuderten und plasmolysierten Schleuderschicht auf der Innenseite noch eine Dehnung gegenüber der nicht abgesprungenen Schicht vorhanden. Da die gemessenen Zellen der Innenseite trotz ihrer Vielseitigkeit in ihrer Gestalt dem Würfel nahe kommen, sei die Würfelform der Volumenberechnung zugrunde gelegt, und da die Membranen sowohl in tangentialer wie in radialer Richtung überall die gleiche Stärke zeigen, sei eine allseitig gleichmäßige Kontraktion angenommen, ohne daß das nachgeprüft werden konnte, weil sich an Querschnitten durch lebendes Material zu schlecht plasmolytische Untersuchungen machen ließen. Bei einer Kantenlänge von a = 58 mm (nach Zeichnung mit Zeichenapparat) ist demnach das Volumen der plasmolysierten Zelle:

$$V = a^3 = 195112 \text{ mm}^3,$$

das Volumen der Zelle vor der Ausschleuderung, wobei a um 12,6 % geringer zu setzen ist und als $a_1 = 50{,}7$ mm bezeichnet sei:

$$V_1 = a_1^3 = 130323 \text{ mm}^3.$$

Die Plasmolyse trat bei 16 % Rohrzucker ein; das entspricht einem Wert von P = 11,3 Atm. (1 % Zucker = 535 mm nach Pfeffer). Für die Zelle vor der Ausschleuderung ergibt sich dann ein Wert von

$$P_1 = \frac{P_1}{P} = \frac{V}{V_1};\ P_1 = \frac{V \cdot P}{V_1} = 16{,}9 \text{ Atm.}$$

Man hat es also in Anbetracht, daß es sich um einen Mechanismus handelt, in dem der osmotische Druck eine große Rolle spielt, mit einem durchaus nicht hohen Wert zu tun, fand doch z. B. v. Guttenberg im Spritzmechanismus von *Ecballium* einen Wert von 27 Atm.

Dabei ist bei *Oxalis stricta* noch wenige Stunden vor der Ausschleuderung der Zuckerwert noch erheblich geringer als 16 %. Bei Samen, die gerade anfingen sich zu bräunen, deren Schleuderschicht aber noch voll von Stärkekörnern war, trat die Plasmolyse bereits bei 10 % Rohrzucker ein. Dieses rasche Anwachsen des osmotischen Wertes von 10 % auf 16 % Rohrzucker hat seine Ursache offenbar in einer Verzuckerung der Stärke, die sich innerhalb weniger Stunden vor der Ausschleuderung vollzieht; denn während in stärkeführenden Schleuderschichten keine Spur von Zucker nachzuweisen war, trat er in vollständig reifen Schleuderschichten an Stelle der Stärke auf.

Da die Spannungsverhältnisse nun in der noch stärkeführenden Schleuderschicht schon so weit ausgebildet sind, daß der Vorgang des Ausschleuderns bei leichter Berührung mit großer Heftigkeit erfolgt, so liegt es nahe, in dem plötzlichen Anwachsen des osmotischen Wertes den Auslösungsfaktor zu suchen, der die Schleuderschicht am locus resistentiae minoris zum Platzen bringt; denn daß gleichzeitig auch eine Steigerung der Turgeszenz erfolgt, erscheint dem ganzen Verhalten der Schleuderschicht nach recht wahrscheinlich.

Woher erhalten die Zellen, deren „Saugkraft" durch Verzuckerung der Stärke nunmehr größer geworden ist, das Wasser, dessen Vorhandensein nötig ist, um einen gesteigerten osmotischen Druck zur Wirkung gelangen zu lassen? Es wurden weiße Samen, in denen die Stärke also noch vorhanden war, aus der Kapsel herauspräpariert und in die feuchte Kammer gelegt. Im Verlauf von 1—2 Tagen waren sie regelmäßig braun geworden und vollständig nachgereift. Sie sprangen dann schließlich von selber mit der gewohnten Heftigkeit. In der Hälfte aller Fälle etwa war die Stärke jetzt verschwunden, in der anderen Hälfte noch in Resten vorhanden. Wenn also jetzt, wo der Same aus der Kapsel herausgelöst ist, noch eine Steigerung der Turgeszenz stattgefunden hat, so kann das nicht durch weitere Wasseraufnahme von außen durch das Gefäßbündel des Funikulus geschehen sein, vielmehr muß im Innern des Samens eine andere Verteilung des Wassers vor sich gegangen sein. Es wäre möglich, daß das nötige Wasser in erster Linie aus der Kristallschicht stammt, die ja keine Stärke enthielt, also auch nicht durch plötzliches Auftreten von Zucker eine Erhöhung ihrer Zellsaftkonzentration erfahren konnte. Sie wird also vielleicht von der übrigen Schleuderschicht ausgesaugt. Ein be-

sonderer Umstand spricht sogar für diesen Erklärungsversuch oder zeigt wenigstens, daß in oder an der Kristallschicht tatsächlich in diesem Stadium Veränderungen vor sich gehen. Im allgemeinen ist ja die Schleuderschicht, wenn keine Stärke mehr vorhanden ist, nicht mehr durchscheinend, sondern durchsichtig. An manchen Stellen haben sich unter ihr jetzt kleine Lufträume in den Tälchen gebildet, die auf dem Braun der Hartschicht als weiße Flecken erscheinen.

Wenn im Vorhergehenden gesagt ist, daß das Nachreifen und die Steigerung der Spannungszustände bis zum Ausschleudern auch im losgelösten, von der Zufuhr durch den Funikulus abgeschnittenen Samen erfolgt, heißt das natürlich nicht, daß im andern Falle, wenn der Same in der Kapsel verbleibt, nicht außerdem eine Wasserzufuhr durch den Funikulus stattfindet, durch die die letzte Steigerung der Turgeszenz erfolgt.

Es ergibt sich nun zusammenfassend folgendes Gesamtbild über die Natur des Schleudermechanismus:

Bereits vor der Befruchtung ist das äußere Integument der *Oxalis*-Samenanlage — die spätere Schleuderschicht — allseitig von einer außerordentlich starken, äußerlich kutikulaähnlichen Außenhaut umgeben. Dem allmählichen Heranwachsen des Samens folgt diese Außenhaut nicht in entsprechendem Maße nach; sie wird vielmehr elastisch gedehnt und befindet sich in einem immer mehr zunehmenden Zustand der Spannung. Nicht allein durch das Wachstum der Zellen der Schleuderschicht erreicht diese Spannung ihren Höhepunkt, sondern auch durch deren starke Turgeszenz. Schließlich reißt die gedehnte Außenhaut an ihrer schwächsten Stelle auf und kontrahiert sich nun energisch infolge ihrer Elastizität. Die Elastizitätsverhältnisse dieser Außenhaut, die aus einem noch nicht bekannten Membranstoff besteht, sind sehr bemerkenswert, ist doch das Kontraktionsvermögen so stark, daß sich dieses dicke Membrangebilde beim Platzen um 35 % verkürzt. In dem Augenblick, wo die Umhüllung, die Außenhaut, gesprengt ist, können auch die Zellen der Schleuderschicht ihrem Ausdehnungsbestreben folgen. Auf der Außenseite, wo sie unter der sich kontrahierenden starken Außenhaut liegen, ist ihnen das freilich nicht möglich, auf der Innenseite aber dehnen sie sich beträchtlich (etwa um 33 %). So kommt, durch Verkürzung der Außenseite und

Ausdehnung der Innenseite, ein Umstülpen der Schleuderschicht zustande. Sie rollt sich mit großer Gewalt an dem Samen zurück, findet dabei eine Widerlage an den Wandungen der Kapselfächer und schleudert den Samen fort.

Literatur.

Askenasy, Über explodierende Staubgefäße. Naturhist.-Med. Verein Heidelberg, N. S., II. Bd.

Ballerstädt, M., Über eine interessante Vorrichtung zum Ausschleudern der Samenkörner bei *Oxalis stricta* und *corniculata*. Naturw. Rundschau, I. Jahrg., Nr. 45.

De Bary, A., Vergleichende Anatomie der Vegetationsorgane. Leipzig 1877.

Billings, F. H., Beiträge zur Kenntnis der Samenentwicklung. Flora 1901, 88. Bd.

Chauvel, Fr., Recherches sur la famille des Oxalidacées. Thèse de l'école supérieure de pharmacie de Paris, 1902—03, Nr. 2.

Eichholz, Untersuchungen über den Mechanismus einiger zur Verbreitung von Samen und Früchten dienender Bewegungserscheinungen. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 17, 1886.

Engler-Prantl, Die natürlichen Pflanzenfamilien.

Goebel, Die kleistogamen Blüten und die Anpassungstheorien. Biol. Centralbl., Bd. XXIV, 1904.

v. Guttenberg, H., Zur Kenntnis des Spritzmechanismus von *Ecballium elat.* Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., XXXIII, 1915.

— —, Über den Schleudermechanismus der Früchte von *Cyclanthera explodens*. Sitzungsber. d. Kais. Akad. d. Wiss. in Wien, math.-nat. Kl., Bd. CXIX, Abt. I, 1910.

Hildebrand, Die Lebensverhältnisse der *Oxalis*-Arten. Jena 1884.

— —, Die Schleuderfrüchte und ihr im anatomischen Bau begründeter Mechanismus. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 12.

Hofmeister, W., Neue Beobachtungen über Embryobildung der Phanerogamen. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 1, 1858.

Jost, L., Pflanzenphysiologie, III. Aufl.

Kraus, G., Die Gewebespannung des Stammes und ihre Folgen. Habilitationsschr. Halle 1867.

Lohde, Über die Entwicklung und den Bau einiger Samenschalen. Diss. Leipzig 1874.

Meyer, Artur, Erstes mikroskopisches Praktikum. Jena 1907.

Molisch, H., Mikrochemie der Pflanze.

Neger, Fr. W., Biologie der Pflanzen. Stuttgart 1913.

Pax, Morphologie.

Rippel, Semipermeable Zellmembranen bei Pflanzen. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., Bd. XXXVI, 1918.

Röper, Übersetzung der De Candolleschen Pflanzenphysiologie. Stuttgart und Tübingen 1833.

Schkur, Botan. Handbuch. Leipzig 1808.

Schroeder, Über die semipermeable Hülle des Weizenkorns. Flora 1911, Heft 2.

— —, Über die Einwirkung von Silbernitrat auf die Keimfähigkeit von Getreidekörnern. Biol. Centralbl., Bd. XXXV, Nr. 1, 1915.

Schroeder, Die Widerstandsfähigkeit des Weizen- und Gerstenkornes gegen Gifte und ihre Bedeutung für die Sterilisation. Centralbl. f. Bakt.- u. Parasitenkunde u. Inf.-Krankh., 28. Bd., 1910.

Steinbrinck, C., Über Schrumpfungs- und Kohäsionsmechanismen von Pflanzen. Biol. Centralbl., Bd. XXVI, 1906.

— —, Untersuchungen über die anatomischen Ursachen des Aufspringens der Früchte. Diss. Bonn 1873.

Strasburger-Körnicke, Das botanische Praktikum, 6. Aufl., 1921.

v. Wettstein, Handbuch der systematischen Botanik.

Wisselingh, C. v., Sur la cuticularisation et la cutine. Archives Néerl. des sciences exactes et naturelles, 1895.

Zimmermann, A., Mechanische Einrichtungen zur Verbreitung der Samen und Früchte. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 12.

— —, Mikrotechnik.

Inhalt

des vorliegenden 2. Heftes, Band 62.

JAHRBÜCHER

für

wissenschaftliche Botanik

Begründet

von

Professor Dr. N. Pringsheim

herausgegeben

von

H. Fitting,

Professor an der Universität Bonn a. Rh.

Zweiundsechzigster Band. Drittes Heft

Leipzig

Verlag von Gebrüder Borntraeger

1923

Alle Zusendungen für die Redaktion bittet man **von jetzt ab** zu richten an Herrn **Professor Dr. Hans Fitting in Bonn a. Rh.,** Poppelsdorfer Schloß.

„Made in Germany"

Inhalt des vorliegenden Heftes.

Ausgegeben im Juli 1923.

Die Jahrbücher für wissenschaftliche Botanik erscheinen in zwanglosen Heften, von denen 4—6 einen Band bilden. Den Abonnenten werden die Hefte zu einem Vorzugspreis geliefert, der sich beim Einzelverkauf um 25 % erhöht.

Das Honorar beträgt 30 Mk. für den Druckbogen. Den Autoren werden 30 Sonderabdrücke kostenfrei geliefert. Auf Wunsch wird bei rechtzeitiger Bestellung eine größere Anzahl von Sonderabzügen hergestellt und nach folgendem Tarif berechnet:

a) bei den ersten 70 Exemplaren über die 30 kostenfreien Sonderabdrucke hinaus für jedes Exemplar geheftet ohne Umschlag pro Druckbogen 12 Pfg.,

b) bei weiteren Exemplaren für jedes Exemplar geheftet ohne Umschlag pro Druckbogen 20 Pfg.

Bei Dissertationen wird kein Honorar gewährt und werden alle Sonderabdrücke über die 30 Freiexemplare hinaus zum Selbstkostenpreise berechnet.

Sofern ein besonderer Umschlag mit Titel gewünscht wird, richtet sich der Preis nach den Gestehungskosten. Zurzeit verlangt die Druckerei für einen solchen Titel 65000 Mk. Hierzu kommen die Kosten für den Buchbinder und das Papier je nach der gewünschten Zahl von Sonderabzügen. — Zusätze, Änderung der Paginierung usw. werden besonders berechnet.

Bei schwarzen oder farbigen Tafeln kann der Preis bis auf weiteres nur von Fall zu Fall festgesetzt werden.

Über die Interferenz von Stoßreizen und über Ermüdungserscheinungen an Blattgelenken von Mimosa pudica.

Von

K. Linsbauer.

Mit 9 Textfiguren.

Einleitung.

Es gilt als feststehende Tatsache, daß die Blätter der Mimose bei andauernden Erschütterungen oder intermittierender Stoßreizung aus der vorübergehend angenommenen Reizstellung in ihre Ausgangslage zurückkehren, dabei aber ihrer seismonastischen Reizbarkeit verlustig gehen. Pfeffer fand Primärgelenke, die in Intervallen von $^1/_4$ Sekunde bis zu 2 Minuten durch Stoß gereizt wurden, selbst wenn die Reizung im gleichen Rhythmus durch 2—3 Stunden fortgesetzt wurde, nach Rückkehr in die Normallage völlig unempfindlich (1873, S. 56 ff.). Diese Erfahrung stand in vollem Einklang mit den oft zitierten alten Angaben von Desfontaine, dem bei einer Wagenfahrt das Starrwerden einer mitgeführten Mimose aufgefallen war, sowie mit den Beobachtungen von Dassen (1838) und Bert (1866) und ist heute in Lehr- und Handbücher übergegangen.

Vor einigen Jahren beabsichtigte ich, diesen wichtigen Versuch meinen Hörern vor Augen zu führen und brachte eine Mimose auf den von Haberlandt für seine geotropischen Schüttelversuche konstruierten Schüttelapparat, mußte aber von meinem Vorhaben abstehen, da ich zu meiner Überraschung konstatierte, daß die zunächst in Reizstellung übergegangenen Blätter wohl in die Ausgangslage zurückkehrten, aber augenscheinlich ihre volle Empfindlichkeit

bewahrt hatten. Ich entsann mich, daß es auch an derartigen Angaben in der Literatur nicht fehlt. Pfeffer selbst gedenkt einer solchen Bemerkung bei Goeppert (1862), der ausdrücklich erwähnt, daß trotz andauernder Erschütterung die Reizbarkeit der Blätter einer Mimose erhalten geblieben war. Ebenso standen Hofmeisters Ergebnisse (1867, S. 317) bei Verwendung von Induktionsschlägen nicht im Einklange mit den Befunden von Pfeffer; das sich allmählich aus der Reizlage erhebende Blatt war trotz Fortdauer der intermittierenden Reizung gegen Berührung oder Steigerung der Schläge empfindlich. Pfeffer legte darauf allerdings nur geringes Gewicht, da die mit Induktionsschlägen erhaltenen Reaktionen nicht ohne weiteres mit den Wirkungen „wiederholter Berührung" vergleichbar wären; bezüglich Goepperts Angaben müßten weitere experimentelle Untersuchungen die Aufklärung bringen. In Pfeffers folgender, das Verhalten der Mimosen berührenden Abhandlung (1885, S. 522) sucht er indessen die Diskrepanz der Ergebnisse bereits aufzuklären. Die Reizbarkeit stelle sich, wie Hofmeister fand, bei schwächeren Induktionsschlägen nach Rückkehr der Blätter in ihre ursprüngliche Lage ein; „hiernach kann ein analoges Verhalten bei mechanischen Erschütterungen nicht zweifelhaft sein und die widersprechenden Beobachtungen, welche bei fortgesetzter mechanischer Reizung entweder Wiederkehr oder Ausbleiben der Reizbarkeit konstatierten, finden ihre naturgemäße Erklärung." Damit schien die Frage endgültig erledigt; die Wiederkehr der Reizbarkeit wäre nur im Falle schwacher Stoßwirkungen zu erwarten. Diese Deutung konnte indessen für meinen Versuch nicht gelten, da die Reizbarkeit der Primärgelenke auch an Pflanzen wiedergekehrt war, die so heftig geschüttelt wurden, daß die Töpfe mit einem Gipsring zum Schutze gegen das Herausschleudern der Erde versehen werden mußten. Jedenfalls schien es mir des Interesses wert, die Frage nochmals aufzunehmen, zumal ich inzwischen — allerdings für andere Zwecke — einen kräftigeren Schüttelapparat habe bauen lassen, der sich wenigstens für Vorversuche gut eignete.

Abschnitt I.

Schüttelversuche.

Der verwendete Apparat, der durch einen recht gleichmäßigen Gang ausgezeichnet war, wurde von einem kräftigen Motor an-

getrieben. Durch entsprechend gewählte Übersetzungen konnte die Stoßfrequenz verändert werden; die Intensität des Stoßes war auf doppelte Weise regulierbar, durch eine Verschiebung eines an der Achse angebrachten Exzenters, wodurch die Pegelstange mehr oder weniger hoch gehoben wurde, und durch einen Stoßring, der an einem Schraubengewinde der eigentlichen Stoßstange befestigt ist, und durch dessen Verstellung die Stoßhöhe zu ändern war[1]). Überdies konnten Pegel- und Stoßstange durch eine Schraubenmutter miteinander fest verkoppelt werden, wobei an Stelle der Stöße mehr oder weniger ausgiebige Schwingungen erzielbar waren. Die Pflanze kam auf eine Platte zu stehen, die von der Stoßstange getragen wurde. Ich ging bei den Versuchen meist in der Weise vor, daß die Pflanze vorsichtig auf den Schüttelapparat übertragen und der Motor angelassen wurde bei einer Einstellung, bei der die Pegelstange „leer" lief, d. h. die Stoßstange nicht berührte. Die Pflanze kam dabei nur in leichte Vibrationen, die durch die unvermeidlichen Erschütterungen infolge der Rotation der Übersetzungsscheiben bedingt waren. Bei hochempfindlichen Pflanzen genügten indessen bereits diese leichten Zitterbewegungen, um an einzelnen Blättern eine Reaktion auszulösen. Allmählich wurden durch Verschiebung des Stoßringes die Erschütterungen gesteigert. Je nach Bedarf ließ es sich dann leicht erreichen, daß wenigstens bei nicht höchstempfindlichen Exemplaren die Erschütterungsstöße unter der Schwelle blieben oder daß mehr oder minder sämtliche Blätter fast augenblicklich in Reizstellung übergingen.

Die Versuche wurden in den Monaten Juli—September in einem (erst von Ende September an) geheizten Gewächshause durchgeführt. Die Temperatur und damit auch die relative Feuchtigkeit im Gewächshause konnte zwar mangels der erforderlichen Hilfsmittel nicht konstant erhalten werden, doch wurde wenigstens durch Anwendung von Schattendecken, Ventilation und Besprengen des Bodens mit Wasser tunlichst für die Erhaltung günstiger Versuchsbedingungen Sorge getroffen. Die Pflanzen waren auch bis in den Spätherbst in einem vorzüglichen Reaktionszustand und reagierten nur bei ausnehmend kühlem Wetter ersichtlich träger. Zudem ist der Grad der Empfindlichkeit der Blätter eines einzelnen Individuums oft je nach Alter und Insertionshöhe und anderen

1) Eine nähere Beschreibung habe ich an anderer Stelle gegeben (Linsbauer 1922).

bestimmenden Faktoren so verschieden, daß die Beeinflussung durch Umweltsfaktoren dagegen den geringeren Ausschlag gibt.

Ich hatte oft während der stundenlangen Beobachtungen Gelegenheit zu sehen, daß gelegentlich, ebenso wie ich es seinerzeit an den stoßreizbaren *Centaurea*-Filamenten verfolgen konnte (1905, S. 812), anscheinend ganz spontan die Reizstellung eingenommen wird. Bald ist es eine Serie von Blättchen oder nur ein Paar, das die Reizstellung annimmt, bald senkt sich an einer oder der anderen Pflanze ein Blatt im Primärgelenk, ohne daß irgend eine merkliche Änderung in der Temperatur oder Beleuchtung oder auch nur ein Lufthauch dafür verantwortlich gemacht werden könnte. Ich konnte solche Beobachtungen zu allen Tagesstunden machen, falls nur die Bedingungen einer hochgradigen Empfindlichkeit gegeben waren. Zweifellos können sich gelegentlich auch die „inneren“ Bedingungskonstellationen derartig gestalten, daß sie zu einer plötzlichen Wasserverschiebung führen, die dann den Anstoß zur Reizbewegung abgibt.

Das Bild, das eine Mimose auf dem Schüttelapparat kurz nach dem Einsetzen der Stöße bietet, ist fallweise dem jeweiligen Grade der Reizbarkeit und der Intensität des Schüttelns entsprechend ein sehr verschiedenes.

Bei geringerer Stoßhöhe und somit schwächeren Stößen, die weder für sich noch durch Summation in den ersten Minuten des Schüttelns eine Reizbewegung der Primärgelenke auslösten, konnte die Erschütterung beliebig lange — ich dehnte sie bis auf eine Stunde und darüber aus — fortgesetzt werden, ohne daß ein Blatt in die Reizstellung überging. Jede Berührung oder Verstärkung der Stöße blieb dabei jederzeit wirksam, die Empfindlichkeit blieb dauernd erhalten.

Bei heftigen Stößen stellt sich natürlich sofort die Reaktion in den Primärgelenken ein. Stets tritt aber die Reaktion auch an einer Anzahl von Teilblättchen auf; bald reagieren einige Paare am distalen Ende einer sekundären Fieder, bald eine Serie oder vereinzelte Blättchen aus der Mitte heraus, so daß die ganze Pflanze ein recht ruppiges Aussehen annimmt. Der Grund für dieses unregelmäßige Reagieren liegt wohl nur z. T. in dem verschiedenen Grade der Empfindlichkeit der Organe, hauptsächlich jedenfalls darin, daß die Blätter unvermeidlich ins Schwanken und Schleudern kommen, so daß die einzelnen Gelenke des Blättchens je nach ihrer zufälligen Lage in verschiedenem Maße von deformierenden Kräften getroffen werden.

Unregelmäßiges Erschüttern war bei einzelnen Versuchen erwünscht, da es den Bedingungen, denen die Desfontaineschen Pflanzen im fahrenden Wagen ausgesetzt waren, am nächsten kam. Die Pflanzen wurden daher lose auf die Tragplatte aufgestellt, so daß die Töpfe selbst in leichtes Tanzen und Schleudern gerieten, das nach Wunsch verhindert werden konnte, indem die Blumentöpfe durch zwei kräftige Spiralfedern an der Tragplatte festzuhalten waren. Das Ergebnis zahlreicher Versuche war stets das gleiche: die Empfindlichkeit der Blätter speziell der Hauptgelenke blieb entsprechend den Angaben Göpperts während der ganzen Versuchsdauer erhalten, ja es reagierten die Blätter nach Rückkehr in die Ausgangsstellung ohne besonderen Anstoß unter dem Einflusse des fortgesetzten Schüttelns selbst. Ich gebe zur Veranschaulichung nur einen ausführlich verfolgten Versuch nach meinem Protokolle wieder.

Versuch 1. 29. VIII. 9 h 30 a. m. — Pflanze mit 8 Blättern. — Stoßhöhe: 1 mm. — Frequenz: 8 Stöße in der Sekunde.

Zeit vom Beginn des Schüttelns an in Minuten:	
1	Sämtliche Blätter in Reizstellung; die 5 untersten Blätter reagieren fast gleichzeitig, die nächsten in akropetaler Folge.
15	Bei Hemmung des Schleuderns der Normallage genähert; Rückgang etwa in gleichem Tempo wie im Parallelversuch. — Bei Wiedereinsetzen des Schleuderns Reaktion sämtlicher Blätter.
27	Reaktion von Bl. 5.

Ich gebe nunmehr die Zeiten in Minuten an, zu denen bei Fortdauer des Schüttelns der Übergang in Reizstellung der Blätter erfolgte, wobei die Blattnummer (von der Basis an gezählt) in Klammer beigefügt ist: 22 (7, 4 unbedeutend), 36 (2), 37 (3), bis 48 (4, 6, 3), 50 (1), 59 (7, 8), 61 (6), 63 (4), 66 (2 u. 7), 68 (3), 69 (1), 70 (5), 71 (7), 75 (6), 77 (4), 80 (2), 84 (6 u. 7?).

Von 86—102 wurde das Schleudern durch Fixierung des Topfes gehemmt, wobei die Blätter in die Ruhelage zurückgehen, ohne daß eine Reizung sich bemerkbar macht. Beseitigung der Hemmung löst sofort eine Reaktion aus: 103 (4, 6, 7, 5 in kurzer Folge), 115 (6).

Bis 127 keine Reaktion. — Schleudern eine Minute gehemmt; darauf reagieren sofort wieder: 129 (2), 130 (1), 137 (3), 139 (7), 144 (5, 6), 147 (3).

Bis 157 keine Reaktion. Eine Hemmung des Schleuderns durch 15 Sekunden hat keinen Erfolg; nach 30 Sekunden andauernder Hemmung reagieren mit erneutem Einsetzen des Schleuderns: 159 (7 u. 4).

Bei Abbruch des Versuches sind sämtliche Blätter gegen Stoß reizbar.

Bei dem durch $2^1/_2$ Stunden laufenden Versuch reagierten somit trotz ununterbrochenen Erschütterns Bl. 1 3mal, Bl. 2 u. 5 4mal,

Bl. 3 5mal, Bl. 4 u. 6 6mal, Bl. 7 7mal, letzteres somit durchschnittlich etwa alle 21 Minuten.

Es ist somit zweifellos, daß bei entsprechender Stärke und Frequenz des Schüttelns die Reizbarkeit erhalten bleibt. Als wahrscheinlich möchte ich es zum mindesten bezeichnen, daß dabei die Reizschwelle erhöht wird.

Um dem Einwand zu begegnen, daß die Reizung lediglich durch besonders heftiges Schleudern des Topfes mit der Versuchspflanze hervorgerufen worden wäre, was übrigens an der Tatsache der Erhaltung der Empfindlichkeit nichts ändert, führe ich noch einen Versuch an, bei dem der Topf mit Federn an der Trägerplatte unverrückbar festgehalten wurde[1]).

Versuch 2. 30. VIII. 9 h a. m. — Pflanze mit 7 Blättern. — Stoßhöhe und Frequenz wie oben.

1 (4, 5, 7, 6 reagieren knapp hintereinander), 12 (3), 18 (7), 23 (5), 35 (5), 42 (4), 45 (5), 55 (4). — Nach 1/2 Minute Unterbrechung reagieren bei Wiedereinsetzen des Schüttelns innerhalb 10 Sekunden die Blätter 3, 4, 5. — Nach Abschluß des noch weiterlaufenden Versuches sind sämtliche Blätter gegen Stoß empfindlich.

Das Ergebnis des Versuches deckt sich somit in der Hauptsache mit dem vorhergehenden. Wenn auch nicht alle Blätter auf das Schütteln an sich reagierten, so ging doch Blatt 5 4mal, Blatt 4 3mal innerhalb einer knappen Stunde in Reizstellung über.

Wie wir sahen, unterbleiben bei der Hemmung des Schleuderns die Reaktionen so gut wie ganz, setzen aber bei Lösung der Hemmung bald wieder ein, ein Zeichen, daß jetzt nur die verstärkten Deformationen eine Reizung bewirken. Bemerkenswert ist auch, daß die Amplitude der Bewegung mit jeder Wiederholung kleiner wird.

Es schien von Interesse zu ermitteln, ob schwaches unwirksames Schütteln, also die Anwendung submaximaler, sich nicht summierender Stöße nicht doch auch eine Reizwirkung im Gefolge habe, die sich wegen ihres geringen Ausmaßes oder langsamen Eintrittes nur nach außen hin nicht als Bewegung manifestiert. In Hinblick auf die schon von Brücke konstatierte Tatsache, daß bei wirksamer Reizung die Biegungsfestigkeit des Gelenkes abnimmt, schien es möglich, mit der Methode der Winkeldifferenzbestimmung die Frage zu lösen.

1) Die Mehrzahl der Versuche wurde wiederholt durchgeführt. Bei gleichsinnigem Ergebnis gebe ich jedoch der Raumersparnis halber immer nur einen Versuch wieder.

Ich gebe das Resultat einiger Bestimmungen an verschiedenen Blättern in verkürzter Form wieder:

Versuch 3. 11. und 13. VIII.

	$\alpha-\alpha'$	$\beta-\beta'$ nach einer Schütteldauer von 1 Min.	2 Min.	3 Min.	Maximale Winkel-differenz nach Schüttel-reizung	$\beta-\beta'$ nach wirksamer Stoßreizung	Maximale Winkel-differenz nach wirksamer Stoßreizung
1	45	54	—	—	9	80	35
2	50	49	57	58	8	—	
3	46			56	10	—	
4	33			33	0	41	8
5	45			55	10	—	
6	37			49	12	—	
7	24			33	9	45	21

Mit Ausnahme von 4, einem Blatt, das auch bei wirksamer Stoßreizung nur eine geringe Erniedrigung der Biegungsfestigkeit aufwies, ergibt sich somit übereinstimmend eine Herabsetzung der Biegungsfestigkeit der Hauptgelenke im Vergleich zu der vor dem Schütteln, also tatsächlich ein Effekt im Sinne einer stattgehabten Reizung, der allerdings, wie die letzte Kolonne in der Tabelle zeigt, wesentlich geringer war als bei wirksamer Stoßreizung.

Ich möchte jedoch diesen Messungen kein entscheidendes Gewicht beilegen. Die Fehlergrenzen der Methode sind relativ groß, weniger wegen der Unsicherheit der Winkelschätzung, die sich bei einiger Übung auf etwa 2—3° genau durchführen läßt, als wegen des noch zu wenig erforschten Einflusses, den die Dehnung des Gelenkes, die beim Umlegen der Pflanze erfolgt, auf die gemessene Winkelgröße ausübt. Auch bei hintereinander ausgeführten Messungen an demselben ungereizten Blatte erhielt ich bisweilen Zahlenwerte, die auf eine Abnahme der Biegungsfestigkeit hinwiesen. Dazu kommt, daß zwischen den Messungen eine geraume Zeitspanne verstreicht, die einen eventuellen Effekt wieder ausgleichen könnte; denn erstens muß das Drehen der Pflanze, wozu ich mich einer eigenen Drehscheibe bediente, sehr langsam vor sich gehen, da sonst bei hochempfindlichen Pflanzen die Blätter unweigerlich auf die Zerrung des Gelenkes beim Übergang in die

Inverslage reagieren[1]) und da es namentlich bei Wiederholung der Messungen immer länger dauert, bis die Einstellung in eine definitive Lage erfolgt.

Abschnitt II.

Reizung mit intermittierenden Stößen.

Da an der Richtigkeit der Pfefferschen Beobachtungen nicht zu zweifeln ist, bedarf der direkte Widerspruch in den Ergebnissen der Aufklärung. Zunächst drängt sich der Gedanke auf, diese Unstimmigkeit könnte in der Methode begründet sein. Pfeffer erschütterte nicht die ganze Pflanze, applizierte vielmehr dem Hauptgelenke des Versuchsblattes intermittierende Stöße mit Hilfe einer einfachen improvisierten Hebelvorrichtung, die er durch fallende Wassertropfen in Bewegung setzte, wodurch intermittierende Stöße verschiedener Frequenz erzielt werden konnten. Ich bediente mich zu einer ähnlichen Art der Stoßreizung einer gewöhnlichen Telegraphenklingel, wie sie bei Hausleitungen üblich sind, wobei die Glocke abgenommen und der Klöppel durch einen ziemlich starren Eisendraht ersetzt und verlängert wurde. Die Einstellung auf das Gelenk erfolgte einfach mittels Stativklammern und durch entsprechendes Zurückbiegen des Drahtes. Bei Stromschluß wurden auf diese Weise intermittierende Stöße von ziemlich großer Frequenz gegen das Gelenk gerichtet, die zur Auslösung der Reaktion hinreichten und die Blättchen in leicht zitternde Bewegungen versetzten. Der Verlauf derartiger Versuche, die des öfteren mit positivem Erfolg ausgeführt wurden, möge an einigen größeren Versuchsserien illustriert werden. Die erste Ziffer bedeutet dabei immer die Zeit in Minuten vom Beginne der Reizung ab gerechnet, die in Klammer beigefügte Zahl den jeweiligen Winkel, den der primäre Blattstiel nach unten hin mit der Achse einschließt. Eine erfolgreiche Reizung ist aus der plötzlichen Winkelabnahme erkennbar und durch Fettdruck der Winkelgröße hervorgehoben.

---

1) Goebel (1920, S. 397) beobachtet, daß die bloße Biegung der Achse zu einer Reaktion der Blätter, zunächst der auf der konvex werdenden Seite, führt, was er auf die Spannung der Wasserfäden in den Gefäßen zurückführt. Ich bin nicht überzeugt, daß nicht eine Reaktion aus dem gleichen Grunde wie beim Umlegen der Pflanzen sich einstellt, wobei offenbar nur die Änderung der Druckrichtung des aus einer Lage gebrachten Blattes zu einer Veränderung der Spannungsverteilung im Primärgelenk und damit zu einer Reizung Anlaß gibt.

Versuch 4. 30. VIII. — 2. Blatt gereizt, 4. Blatt dient als Parallelversuch. — Frequenz: 10 Stoße pro Sekunde. Bei Beginn der Stoße sinkt das Blatt auf 40°.

0 (40), 6 (64), 12 (84), 18 (97), 24 (**83**, vielleicht durch unbeabsichtigte minimale Verschiebung), 28 (77), 30 (84), 31 (**74**), 33 (80), 36 (90), $36^1/_2$ (**73**), 39 (81), 42 (89), 45 (93), 46 (**75**), 51 (82), 56 (**73**), 60 (84), 61 (**73**), 63 (78), 66 (89), 67 (**75**), 69 (78), 72 (87), $72^1/_2$ (**79**), 77 (86), $77^1/_2$ (**74**), 78 (77), 84 (89), 88 (99), 90 (**95**), 93 (99), 99 (102), 100 (**77**), 105 (84), 108 (89), 110 (**84**), 114 (95), 117 (98), 120 (**84**). (Vgl. Fig. 9.)

Das Ergebnis ist ganz unzweifelhaft: trotz fortgesetzter durch volle zwei Stunden währender Stoßreizung war die Empfindlichkeit nicht nur nicht verloren gegangen, das Blatt hat vielmehr innerhalb dieses Zeitraumes ohne weiteren äußeren Anstoß nicht weniger als 13—14 mal reagiert. Daß trotzdem eine Erhöhung der Reizschwelle eingetreten ist, dürfte aber auch in diesem Falle nicht zweifelhaft sein. Es ergibt sich daraus, daß wirksame Reizungen erst in der Nähe der Ausgangslage erfolgen, also in einem Stadium, in dem sich die maximale Empfindlichkeit einstellt, während die Stärke der Stöße, wie Parallelversuche zeigten, schon nach Erreichung eines viel kleineren Winkels während der Aufwärtsbewegung des Blattes zur Auslösung genügt hätte. Auf die zu beobachtende Verkleinerung der Amplitude werde ich später zurückkommen.

Für die theoretische Deutung dieser Tatsache war es wünschenswert zu ermitteln, ob der Erfolg vom Zeitpunkte des Einsetzens der intermittierenden Stöße abhängt. Es wäre jedenfalls denkbar, daß der Erfolg ein anderer sein könnte, wenn die intermittierenden Stöße erstmalig auf das bereits im Rückgange begriffene, seine Reizbarkeit allmählich wiedergewinnende Blatt einwirken. Ich lasse zwei am gleichen Tage durchgeführte Versuche folgen, die zur Entscheidung der aufgeworfenen Frage hinreichen.

Versuch 5. 6. IX. a. m. — Wetter kühl, Reizbarkeit bei allen Pflanzen von mäßiger Stärke.

a) Blatt vom Beginn der Reizung an dauernd gereizt.

0 (35° = tiefste Lage des Blattes nach wirksamer Reizung), 3 (43), 6 (59), 9 (70), 12 (82), 15 (90), 18 (107), 21 (113), 24 (118), 27 (119), 30 (120), $31^1/_3$ (**83**), 33 (83), 36 (89), 39 (95), 43 (100), 46 (103), 49 (108), 52 (115), 55 (117), 57 (121), 60 (123), 63 (124), 66 (124), $66^1/_2$ (**91**).

b) Die intermittierenden Stöße setzen erst nach beginnender Erholung ein.

Das Versuchsblatt sinkt bei der ersten Reizung aus der Ausgangslage (113°) auf 51.

0 (51), 3 (54), 4 (58)[1]. Nachdem sich das Blatt somit um 7° gehoben hatte,

1) Die Erholungspause länger zu wählen, ist nicht angezeigt, da sonst das Einsetzen der Stöße eine wirksame Reaktion zur Folge haben kann, wodurch der Zweck des Versuches illusorisch würde.

setzten die intermittierenden Stöße ein: 9 (75), 15 (89), 22 (97), 24 (100), 27 (106), $29^1/_2$ (81).

Auf eine Weiterführung des Versuches über eine längere Zeitdauer konnte verzichtet werden. Jedenfalls haben die beiden Versuchsblätter ungefähr innerhalb einer halben Stunde auf den intermittierend einwirkenden Reiz reagiert. Die Rückkehr der Empfindlichkeit bei intermittierenden Stößen erfolgt somit auch dann, wenn bei deren Einsetzen schon ein gewisser Grad der Erholung erzielt ist.

Da die fortdauernde Stoßreizung ebensowenig zur Sistierung der Empfindlichkeit führt wie die andauernde Erschütterung, könnte der abweichende Befund von Pfeffer und seinen Vorgängern in Verschiedenheit der Frequenz oder der Reizintensität begründet sein. Ich will zunächst einen Versuch mit verringerter Zahl der Impulse vorführen. Da nach Pfeffers Angaben eine rhythmische Reizung mit einem Intervall von 3 Min. die Primärgelenke unempfindlich machen kann, brachte ich ein Blattgelenk in Pausen von je 3 Min. mit dem schwingenden Stab meines oben geschilderten kleinen Apparates während der Dauer von etwa 5 Sek. in Berührung, eine Operation, die mit freier Hand durchgeführt wurde, da mir eine automatische Vorrichtung zunächst nicht zur Hand war, und die leicht ohne weitere Erschütterung vorgenommen werden konnte. Alle 3 Min. wurde erst die Winkellage bestimmt, hierauf das Gelenk intermittierenden Stößen durch 5 Sek. ausgesetzt und die eventuelle Senkung des Blattstiels, die auch bei einem ganz geringen Ausmaße mit freiem Auge verfolgt werden kann, notiert. Die Darstellung erfolgt zum Zwecke der Raumersparnis wie in den Versuchen 4 und 5.

Versuch 6. 31. VIII. 9^h 15 a. m. — 21° R. — Sonne. — Pflanzen hoch empfindlich.

0 (31, Reizstellung), 3 (43), 6 (46), 9 (56), 12 (65), 15 (73), 18 (82), 21 (92 auf **90**), 24 (97 auf **95**), 27 (101 auf **98**), 30 (102 auf **99**), 33 (102 auf **98**), 36 (101 auf **93**), 39 (97 auf **94**), 42 (97 auf **87**), 45 (91 auf **85**), 48 (93 auf **88**).

Das Blatt hat somit von der 21. Minute ab dank einer hohen Empfindlichkeit auf jeden nach 3 Min. applizierten Reiz erneut reagiert. Die Amplituden waren allerdings minimal, aber einwandfrei zu ermitteln. Bemerkenswert ist, daß der Ausschlag allmählich ansteigt und von 2° schließlich vorübergehend (in der 42. Min.) den Wert von 10° erreicht. In der Erwartung, durch Anwendung kürzerer Intervalle eher zum Ziel zu kommen, wurde die Reizung nun alle Minuten vorgenommen.

Fortsetzung: 49 (90), 50 (92), 51 (94), 52 (97), 53 (99), 54 (101), 55 (102), 56 (104), 57 (107), 58 (108), 59 (109), 60 (109). (Vgl. Fig. 8.)

Der Erwartung entsprechend haben sich nun tatsächlich nicht nur keine Reaktionen mehr eingestellt, das Blatt war jetzt auch gegen sehr starke Stöße völlig unempfindlich geworden, während die übrigen Blätter der Pflanze auf Reizung ausgiebig reagierten (z. B. 116 auf 58, 102 auf 43). Damit war endlich der Fall erreicht, den Pfeffer vor Augen hatte, wenn er von einem Verlust der Empfindlichkeit bei dauernder Erschütterung spricht. Zugleich schien die Bedeutung der Impulsfrequenz als zum mindesten eine der Ursachen des verschiedenen Verhaltens sicher gestellt. Wenn eine Steigerung der Zahl der Schläge pro Sekunde, wie wir darnach annehmen müssen, die Empfindlichkeit nicht aufhebt, so ließ sich erwarten, daß sich bei weiterer „hochfrequenter" Reizung des Gelenkes die Empfindlichkeit wieder einstellt. Die Zeitbestimmung geht vom Beginn dieser erneuten Reizung aus.

Fortsetzung: 0 (110), 8 (**79**), die sich neuerlich einstellende Hebung wurde nicht verfolgt, 15 (**65**), 21 (75), 24 (80), 27 (91), 30 (97), 33 (**62**).

Somit hat tatsächlich das bereits unempfindlich gewesene Blattgelenk unter dem Einflusse der fortgesetzten Reizung mit stark verkürztem Intervall (10 Impulse pro Sek.) sehr bald wieder seine Empfindlichkeit zurückgewonnen.

Neben der Reizfrequenz ist indessen zweifellos auch die Reizintensität im Verhältnis zur jeweiligen Empfindlichkeit des Primärgelenkes für den Zeitpunkt des Eintritts der Bewegungsstärke maßgebend. Das ergibt sich mit Wahrscheinlichkeit schon aus dem folgenden Versuch, bei dem ein Blatt, in gleichem Intervall von 1 Minute und gleich starken Stößen wie im vorigen Versuche gereizt, seine Empfindlichkeit beibehielt.

Versuch 7. 7. IX. 10^h 25 a. m. — Wetter regnerisch und kalt. — Temperatur während des Versuches infolge gelegentlichen Durchbruches der Sonne wechselnd. — Pflanzen wenig empfindlich.

0 (50, Reizlage), 6 (59), 12 (68), 18 (86), 21 (91), 24 (96), 27 (101), 30 (103), 33 (104), 36 (105), 39 (106), 42 (106), 45 (104), 48 (103); Lage unverändert bis zum Abschluß des Versuches: 60 (103).

Das Blatt ist so wie alle übrigen derselben Pflanze durch stärkeren Stoß reizbar. Amplitude 54°. Nach 20 Minuten Erholungspause reicht auch ein Stoß der ursprünglichen Stärke zur Auslösung der Reaktion hin.

Die intermittierende Reizung hatte in diesem Falle nur zu einer vorübergehenden Erhöhung der Schwelle geführt, nicht aber zur Sistierung der Empfindlichkeit überhaupt. Die Erklärung für

das unerwartete Ergebnis kann in den ungünstigen äußeren Bedingungen liegen, welche die Empfindlichkeit des Blattes von vornherein herabstimmten und den ganzen Verlauf des Reizvorganges beeinträchtigten. Bei geringerer Empfindlichkeit kann nun, nach Pfeffers Angaben zu urteilen (1873, 59), das Reizintervall verlängert werden, ohne den Erfolg zu beeinträchtigen; das gewählte Intervall von 1 Min. hätte somit bei einer wenig empfindlichen Pflanze umso eher genügen müssen, den Verlust der Empfindlichkeit bei rhythmischen Stößen zu bewirken. Somit kann das von uns erzielte Ergebnis nur mit der Intensität des angewandten Reizes zusammenhängen, die im Verhältnis zur geringen Empfindlichkeit zu niedrig war. Der Schwellenwert erfuhr infolgedessen im Laufe des Versuches eine verhältnismäßig nur geringe Erhöhung, so daß nach dessen Beendigung ein stärkerer einzelner Stoß zur Auslösung der Reaktion genügte. Ob diese Deutung zutrifft, können nur weitere Beobachtungen bei wechselnden Außenbedingungen oder verschiedenen Reizstärken unter Beibehaltung gleicher Intervalle entscheiden.

Zur Erzielung tunlichst schwacher Stöße bediente ich mich eines elektromagnetischen Schreibhebels, wie solche zu Registrierversuchen üblich sind. Der Aluminiumhebel wurde durch Vermittlung einer Kontaktuhr in Intervallen von 2 Minuten angezogen, übte dabei einen leichten Stoß auf das Blattgelenk aus und schnellte infolge Öffnung des Stromkreises wieder in seine Ausgangslage zurück. Der Schreibhebel wurde in einer Entfernung von 0,5—1 mm von der Unterseite des Primärgelenkes angebracht und nach Tunlichkeit während der Versuchsdauer in der gleichen Entfernung erhalten, wenn sich die Distanz infolge der Hebung des Blattes merklich veränderte, so daß die Stöße untereinander von annähernd gleicher Stärke sein mußten.

Ich führe zunächst einen Versuch an, der mit möglichster Genauigkeit durchgeführt wurde, wobei der Schreibhebel in einer Entfernung von 1 mm vom Gelenk angebracht war.

Versuch 8a. 9. IX. 10^h 45 a. m. — Hell. — Reizbarkeit sehr gut. In der Wiedergabe des Versuches sind nur die Zeit- und Winkelwerte bei wirksamer Reizung aufgenommen.

0 (Ausgangslage 95° — Reizlage 51°), 8 (74 auf **59**), 14 (77 auf **62**), 28 (⟩ 88 auf **56**), 38 (71 auf **59**), 82 (73 auf **71**). Bis 112 keine weitere Reaktionen. Empfindlichkeit gegen Stoß bei Abbruch des Versuches erhalten.

Versuch 8b. Der Versuch wurde in gleicher Weise durchgeführt, nur wurde die Blattlamina abgeschnitten und das den Blattstiel tragende, mehrere Zentimeter lange

Achsenstück in einem mit Wasser gefüllten Glasröhrchen unverrückbar in einem Stativarm befestigt, der durch Zahn und Trieb sehr genau bis auf 0,5 mm an den Schreibhebel herangebracht wurde. — 11. IX. 11 h 46. — Gewächshaus geheizt. Reizbarkeit gut.

0 (134 auf **99**), 4 (115 auf **110**), 8 (121 auf **118**), 12 (135 auf **130**), 28 (130 auf **117**), 32 (134 auf **132**), 40 (155 auf **129**), 44 (138 auf **128**), 52 (150 auf **118**), 56 (134 auf **131**), 68 (157 auf **150**). Das Gelenk führt auch in den nächsten Stunden noch vereinzelte Reaktionen aus.

Trotz der wesentlich schwächeren Reizintensität ist das Bild der Reaktion im großen und ganzen das gewohnte, indem wirksame Reizungen durch Ruhepausen voneinander getrennt sind. Als auffallend ist die schnelle Rückkehr der Reizbarkeit im Falle des abgeschnittenen Blattes hervorzuheben. Ob dieses Verhalten mit der Amputation der schweren Lamina im Zusammenhange steht, wurde nicht näher untersucht.

Nunmehr wurden zwei annähernd gleich entwickelte Blätter einer Pflanze gleichzeitig und in gleichen Intervallen durch intermittierende Stöße verschiedener Intensität gereizt. Während eines der Blätter mit dem vorhin erwähnten Schreibhebel gereizt wurde, wurden gegen das andere Stöße aus freier Hand mit einem Holzstäbchen geführt; diese waren untereinander naturgemäß von wechselnder Stärke, auf jeden Fall aber — worauf es allein ankam — wesentlich stärker als die Stöße durch den Schreibhebel.

Versuch 9. 9. IX. 3 h 49 p. m. Bedingungen etwa wie vormittags.

a) Bl. 2 mit Schreibhebel alle 2 Minuten gereizt:

0 (39, Reizlage), 16 (85 auf **66**), 22 (79 auf **75**), 38 (113 auf **70**), 46 (88 auf **79**). Bis zur 76. Minute keine weitere Reaktion. Empfindlichkeit gegen Stoß erhalten; erzielte Amplitude 67°. (Vgl. Fig. 7.)

b) Bl. 3 durch stärkere Schläge mit Holzstäbchen alle 2 Minuten gereizt:

Reizlage 55°. — Das Blatt hebt sich auf 120° und sinkt schließlich wieder auf 116°, ohne dabei überhaupt zu reagieren. (Eine minimale Senkung trat höchstens einmal in der 48. Minute, also beim 24. Schlag, auf, konnte aber nicht mit Sicherheit erkannt werden.) Auch gegen stärkste Stöße völlig unempfindlich.

Die beiden zuletzt angeführten Versuche entsprechen durchaus den Erwartungen. Kräftige Stöße bei hochempfindlichen Pflanzen führen zu völligem Verlust der Empfindlichkeit, während Impulse, die sich in der Nähe der Schwelle halten, unter gleichen Bedingungen und bei gleichem Intervall zu wiederholter Reizauslösung führen, ohne daß die Empfindlichkeit für Stöße überhaupt verloren geht. Dann ist aber in der Analyse des Vorganges ein neues Moment erkannt: Der (wenigstens scheinbare) Verlust der Empfindlichkeit gegen Erschütterungen oder Stöße hängt

nicht allein von der Frequenz der Impulse ab, wie wir schon früher konstatierten, sondern auch von der Reizstärke in ihrem Verhältnis zur jeweiligen Empfindlichkeit des Objektes.

Mit dieser Feststellung ist jedoch über die Art dieser Abhängigkeit noch nichts ausgesagt. Von vornherein sind jedenfalls verschiedene Möglichkeiten denkbar. Wären Intensität und Frequenz allein und unmittelbar für Erhaltung bezw. Verlust der Empfindlichkeit bei Abschluß des Versuches verantwortlich, dann ergäbe sich eine eigenartige Konsequenz. Da einerseits bei einem entsprechend langen Reizintervall die Empfindlichkeit naturgemäß erhalten bleibt, andererseits aber auch in Fällen, bei denen das reizlose Intervall nur Bruchteile einer Sekunde beträgt, das Blatt sich bei Abbruch des Versuches als empfindlich erwies, müßte sich für einen Reiz von bestimmter Intensität ein dazwischen liegender Frequenzwert ermitteln lassen, der zu einer Starre oder Unempfindlichkeit[1]) des Blattes führte. Es ist aber auch möglich, daß Intensität und Frequenz des Reizes nur indirekt für das Ergebnis maßgebend sind, insofern als der Zeitpunkt, in welchem wir den Versuch abbrechen, für das verschiedene Verhalten des Primärgelenkes entscheidend ist und der jeweilige Zustand des Gelenkes in diesem Augenblick durch die Reizintensität und -frequenz ebenso wie von den übrigen Reizbedingungen (der „energetischen Situation“) mitbestimmt wird. Wir werden diese Eventualität ins Auge fassen, wenn wir die ersterwähnte einer experimentellen Prüfung unterzogen haben werden. Wir brauchen zu diesem Behufe offenbar nur in einer Serie von Versuchen bei zuverlässig gleicher Reizstärke die Frequenz verschieden abzustufen; es müßte sich dann erkennen lassen, ob ein solcher zwischenliegender Frequenzwert anzunehmen ist, der zu einer Sistierung der Empfindlichkeit führt.

Ehe wir indessen zur Darstellung der Ergebnisse einer solchen Versuchsreihe übergehen, soll noch die Wirkung ganz schwacher Stoßreize besprochen werden, die auch für die Entscheidung der Frage nach der Erhöhung des Schwellenwertes bei intermittierender Reizung von Bedeutung sind. Wenn die Stoßkraft soweit abgeschwächt wird, daß der erste Impuls eben nur die Schwelle

1) Beide Ausdrücke sind streng genommen nicht korrekt; beobachten läßt sich in einem derartigen Fall natürlich nur das Ausbleiben einer Reaktion bei einem sonst wirksamen Reiz.

erreicht, so ist zu erwarten, daß bei einer dadurch bedingten Schwellenerhöhung die nachfolgenden Stöße gleicher Intensität zur Auslösung weiterer Reaktionen nicht mehr hinreichen, falls nur das Intervall hinreichend groß ist, um eine Summierung der Einzelimpulse zu verhindern.

Die mit dem oben beschriebenen Schreibhebel erzielten Stöße erwiesen sich für derartige Versuche noch zu stark. Dagegen stand mir noch ein anderer Schreibhebel zur Verfügung, der eine genaue Einstellung mittels einer Mikrometerschraube gestattete. Er wurde möglichst nahe an ein Primärgelenk herangebracht und unter Kontrolle mit dem Horizontalmikroskop mittels der Mikrometerschraube allmählich soweit dem Gelenke genähert, bis eine Reaktion auf einen einzelnen Stoß hin eintrat. Die hierzu erforderlichen Impulse waren so schwach, daß der Schreibhebel lediglich einige Trichomstimulatoren der unterseitigen Gelenkhälfte verbog, ohne die Oberfläche des Gelenkes selbst zu berühren.

Versuch 10.	Stoßintervall in Minuten	Versuchsdauer in Minuten		Reaktionswinkel (Grade)	Anmerkungen
a)	1/50	0		156—103	12. IX., 10 h 43 a. m. 1. Blatt an abgeschnittenem Sproß, Lamina amputiert
	Bis zur 80. Minute, in der sich das Blatt bis 140° erhoben hatte, keine weitere Reaktion. Bei ganz leichtem Stoß Senkung auf 92°.				
b)	1/50	0		?—67	12. IX., 3 h 45 p. m. 2. Bl. t = 26° C.
		21	bei minimalem Anziehen der Schraube	120—80	
		60	desgl. (1/8 Schraubengang)	108—65	
	Bis zur 90. Minute trotz wiederholter Verstärkung des Stoßes durch Anziehen der Schraube kein weiterer Effekt.				
c)	1/60	0		139—102	14. IX., 10 h 55 a. m. t = 22,6° C
		21		120—109	
		42	bei leichtem Anziehen der Schraube	125—113	
d)	1/480	0		126—81	16. IX., 3 h 30 p. m. 1. Bl., hochempfindlich, t = 20° C.
	Bis zur 40. Minute (Bl. über die Ausgangslage auf 130° erhoben) kein Effekt.				

Die Versuche (Vers. Nr. 10a–d) zeigen übereinstimmend, daß die nachfolgenden Stöße gleicher Intensität an sich keinen Effekt mehr auslösten, daß somit zweifellos infolge der Inanspruchnahme

durch die intermittierende Reizung die Schwelle soweit erhöht war, daß sie von den in Anwendung gebrachten Reizen nicht mehr erreicht wurde. Wurde die Schraube jedoch nur ganz leicht angezogen, so daß der Schreibhebel um Bruchteile eines Millimeters näher an das Gelenk herankam und daher mit einem um ein Geringes stärkeren Stoß das Gelenk traf, so trat zunächst augenblicklich eine Reaktion ein, ein Beweis, daß das Reaktionsvermögen zurückgekehrt war (Vers. b, c). Daß in einem Fall (c) auch einmal auf einen Stoß gleicher Stärke eine Reaktion eintrat, ist nicht verwunderlich; die Schwelle war eben im Hinblick auf die Reizgröße offenbar noch nicht hinreichend erhöht.

Abschnitt III.

Versuche mit abgestufter Frequenz.

Haben die bisherigen Untersuchungen gezeigt, daß der vorübergehende Verlust der Empfindlichkeit im Zusammenhange mit Intensität und Frequenz des Reizes steht, so bedarf die Art dieser Beziehung, wie wir schon oben erwähnten, noch der Aufklärung. Die Versuche mit Anwendung von „Minimalreizen", d. h. solchen, welche sich nur knapp über die Schwelle erheben, lassen im Verein mit anderen Beobachtungen erkennen, daß intermittierende Reizung zu einer Erhöhung der Reizschwelle führt; es liegt daher der Gedanke nahe, daß der von Pfeffer beobachtete und auch von uns unter gewissen Bedingungen erzielte Erfolg des Empfindlichkeitsverlustes der Blattgelenke bei dauernder Reizung in gleicher Weise die Folge einer dauernden Erhöhung der Schwelle wäre. Man müßte dann allerdings annehmen, daß der Schwellenwert eine solche Steigerung erfährt, daß er unter Umständen auch durch stärkste Reize nicht mehr überschritten wird. Dem stehen indessen unsere Erfahrungen mit Schüttelversuchen entgegen, bei denen doch wieder von Zeit zu Zeit eine wirksame Reizung zu beobachten war. Es ist allerdings durchaus nicht ausgeschlossen, daß sich ab und zu Erschütterungen besonderer Stärke einstellten, die dann eine Reaktion auslösten; auf keinen Fall aber war der Schwellenwert so hoch angestiegen, als es im Falle der völligen Unempfindlichkeit anzunehmen wäre.

Eine Entscheidung war von Versuchen zu erwarten, bei denen die Einzelimpulse tunlichst auf gleicher Intensität gehalten wurden. Ist das Ausbleiben der Reaktion auf eine dauernde oder ansteigende

Erhöhung der Schwelle zurückzuführen, so können natürlich Stöße von gleicher Intensität bei fortdauernder gleicher Intermittenz zu keiner wirksamen Reizung führen.

Zur Entscheidung dieser und anderer Fragen (s. oben S. 296) wurde eine Serie von Versuchen mit verschiedener Frequenz bei gleicher Reizintensität durchgeführt. Um die starken Reizschwankungen auszuschalten, wurde die oben beschriebene Vorrichtung (adaptierte Telegraphenglocke) dadurch verbessert, daß der Eisendraht, der die Stöße dem Gelenk applizierte, in einer Führungsgabel aus starkem Kupferdraht lief, wodurch einem seitlichen Ausweichen und Vibrieren des Eisenstäbchens wirksam begegnet wurde; war dadurch auch keine absolute Gleichheit der Einzelstöße erreicht, so bewegten sich die Schwankungen doch nur in sehr engen Grenzen.

Versuch 11.	Stoßintervall in Minuten	t [1]	Reaktionswinkel (Grade) [2]	Anmerkungen
a)	12	0	132—71	Wetter trüb
		36	122—117	und kalt.
		48	129—124	
		60	129—125	
		144	126—108	
		156	115—111	
		168	118—116	
		180	113—110	
b)	12	0	?—96	Sonne, Reizbarkeit gut.
		12	110—93	
		24	110—98	
		36	113—105	
		48	116—96	
		60	118—86	
		72	117—112	
		84	115—94	
		96	107—92	in der Zwischenzeit nicht beobachtet.
		408	102—98	
		420	102—100	
		432	101—100	
c)	2	0	118—74	
		20	95—93	
		22	93—88	

1) t = Zeitpunkt des jeweiligen Reaktionseintrittes.

2) Die erste Ziffer bedeutet immer den Winkel zwischen Blattstiel und Achse (nach unten hin gemessen) in der Ausgangslage, die zweite den gleichen Winkel in der Reizlage.

t	Reaktions-winkel (Grade)
26	89—85
28	90—88
30	93—88
32	91—88
34	90—85
36	91—85
38	?
40	90—88
42	92—90
88	108—100
130	110—105
134	106—100
136	100—99 (?)
138	101—98

Bis zur 144. Minute keine Reaktion. Reizung fortgesetzt. Während der Beobachtung am Nachmittag zwischen 3 h 58 bis 5 h keine Reaktion. Reizung über Nacht andauernd. Am folgenden Tag zwischen 8 h 32 bis 10 h a. m. keine Reaktion. Bl. starr bei Stoß, gegen Versengen der Spitze schwach reagierend (126° bis 120°). Auch am folgenden Tag ist die Reizbarkeit des Primärgelenkes noch nicht zurückgekehrt, während die Blättchen nach wie vor auf Stoß reagieren.

Versuch 11.	Stoßintervall in Minuten	t	Reaktions-winkel (Grade)	Anmerkungen
d)	2	0	140—97	18. IX. 9 h a. m.
		16	132—130	1. Blatt.
		18	135—134	t = 20—24½° C.
		20	134—130	
		37	127—121	
		40	124—115	
		84	132—129	
		86	127—124	
		88	128—125	

Nach Abschluß des Versuches nach 104 durch starken Stoß gereizt (127° auf 125°).

e)	1	0	122—42	19. IX. 9 h a. m.
		60	115—98	1. Blatt
		72	125—115	t = 17—19° C.
		86	142—100	
		104	112—80	

Nach Abschluß in der 120. Minute auch auf starken Stoß **nicht** reizbar.

f)	1	0	114—36	20. IX. 9 h a. m.
		67	104—98	2. Blatt.
		79	105—100	t = 20—21,5° C.

Nach Abschluß in der 90. Minute auf Stoß reizbar (105° auf 70°).

	Stoßintervall in Minuten	t	Reaktionswinkel (Grade)	Anmerkungen
g)	1/2	0	130—90	17. IX. 9 h a. m.
		24,5	128—107	t = 22,5—25 ° C.
		29	117—104	
		41,5	125—110	
		51,5	116—104	
		72	125—113	
h)	1/4	0	113—70	18. IX. 10 h 27 a. m.
		9	90—84	t = 22—25 ° C.
		14,5	97—91	
		30,5	116—104	
		48	110—94	
		53	98—87	
		67,5	112—82	
i)	1/60	0	117—69	17. IX. 8 h 35 a. m.
		16,5	117—94	2. Blatt
		26	113—100	
		28	107—102	
		33,5	115—90	
		75	124—97	
k)	1/480	0	131—82	16. IX. 9 h 30 a. m.
		22,5	140—110	1. Blatt.
		33	118—116 (?)	t = 21,5—24 ° C.
		37	120—97	
		50	128—123	
		55	125—110	
		60,5	121—102	
		64,5	116—104	
		78	127—98	
		86	115—102	
		101	138—109	

Nach Abschluß in der 105. Minute auch auf starken Stoß nicht reizbar.

Die Ergebnisse dieser Versuchsreihe stehen untereinander und mit den vorhergehenden Beobachtungen bezüglich der zeitweiligen Wiederkehr der Reaktion bei fortgesetzter Stoßreizung in gutem Einklange. Es lassen sich daher in Kürze die wesentlichen gemeinsamen Züge herausgreifen.

1. Überblickt man die unter 11 zusammengefaßten Versuche, so ergibt sich, daß die Reaktion übereinstimmend in allen Fällen, somit unabhängig von der Reizfrequenz, von Zeit zu Zeit wieder in Erscheinnng tritt. An eine Summierung von an sich unwirksamen Impulsen zu einer wirksamen Reizung kann dabei nicht gedacht werden; es wäre nicht verständlich, warum dann im Einzel-

fall einmal eine Summierung nach wenigen Impulsen eintreten sollte, während ein anderes Mal viele Hunderte von in kurzen Intervallen aufeinanderfolgenden Reizen unwirksam bleiben. Die Erklärung kann auch nicht in dem Umstande gesucht werden, daß etwa doch gelegentliche Intensitätsschwankungen der Einzelimpulse auftraten. Dagegen spricht schon das ganze Bild der Erscheinung, das eine gewisse Gesetzmäßigkeit in dem zeitweisen Auftreten der Reaktionen erkennen läßt. Wenn der Versuch nur entsprechend lange weiter geführt wird, so erfolgen ab und zu bei gleichbleibender Reizstärke Reaktionen des Primärgelenkes.

2. Die erste auf die ursprüngliche (primäre) Reaktion folgende wirksame Reizung (Sekundärreaktion) stellt sich meist schon ein, ehe das Blatt vollkommen in die Ausgangsstellung zurückgekehrt ist. Dasselbe kann auch bei den folgenden Sekundärreaktionen der Fall sein; doch beobachtet man auch den Fall, daß eine solche erst nach Überschreiten der vorhergehenden Ausgangslage eintritt.

3. Die Reizreaktionen kehren im Verlauf eines Versuches in einem mehr oder weniger deutlichen Rhythmus wieder, indem die Einzelreaktionen oder in kurzen Pausen sich häufende Reaktionen („Reaktionsgruppen“) durch reaktionslose Perioden voneinander getrennt sind.

Dieser „Reaktionsrhythmus“ begegnet uns auch in den früheren Versuchen, dort sogar bisweilen mit einer überraschenden Regelmäßigkeit, unter der sich wohl eine noch nicht näher zu formulierende Gesetzmäßigkeit verbirgt. Betrachten wir etwa die Intervalle, in denen die einzelnen Reaktionen aufeinander folgen, so ergeben sich der Reihe nach für einen bestimmten Versuch [1]):

8 — 6 — 14 — 14 — 4 — 8 — 22 — 6 — 4 — über 30 Minuten

oder für Vers. 9a:

16 — 6 — 16 — 8 — über 30 Minuten.

Die reaktionslosen Pausen nehmen somit nicht allmählich zu, wie man erwarten sollte, vielmehr werden längere Pausen wieder von kürzeren abgelöst, so daß eine gewisse Rhythmik trotz gleichbleibenden Reizintervalls unverkennbar ist.

4. Im allgemeinen ist die bei der ursprünglichen Reizung (Primärreizung) erzielte Amplitude am größten. Die in der Folge zu beobachtenden Winkel der Blattsenkung (Sekundärreaktionen)

1) Vgl. S. 303 und Fig. 1 *B*.

sind meistens kleiner und betragen oft nur wenige Grade; dabei ist die Bewegungsamplitude gleichfalls einem mehr oder weniger deutlichen rhythmischen Wechsel unterworfen. Als Beispiel diene etwa ein Versuch (Fig. 1 *B*), bei dem die Winkelsenkungen im Übergang in die Reizstellung in der Reihenfolge der Sekundärreaktionen betragen:

16° — 15° — 32° — 29° — 7° — 25° — 41° — 12° — 2°

oder ein anderer Versuch (9a):

19° — 4° — 43° — 9°

oder Vers. 4:

14° — 6° — 10° — 17° — 18° — 9° — 11° — 14° — 8° — 12° — 4° — 25° — 5° — 14°.

Auf einen stärkeren Ausschlag pflegt eine längere reaktionslose Pause zu folgen, während nach geringer Blattsenkung sehr bald wieder die Fähigkeit zu reagieren zurückkehrt, bis schließlich wieder eine längere Pause eine stärkere Reaktion vorbereitet. Daß diese Gesetzmäßigkeit nicht noch schärfer hervortritt, ist nicht verwunderlich, da mir die Möglichkeit zur Konstanthaltung der Außenbedingungen fehlte.

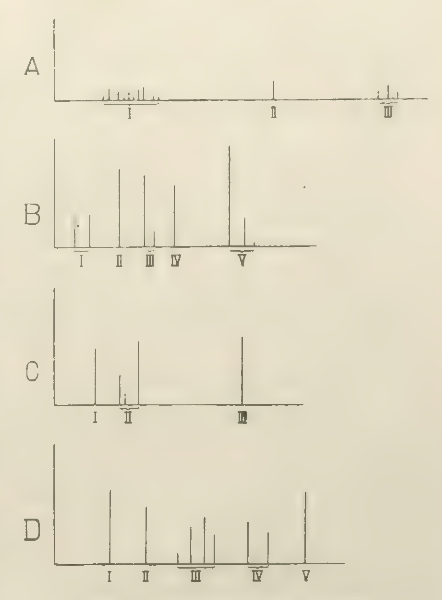


Fig. 1. Erläuterung im Text.

Die unter 3 und 4 angeführten Beobachtungen mögen durch eine graphische Wiedergabe einzelner Versuche (Fig. 1) verdeutlicht werden, bei der auf der Abszisse die Zeitpunkte des jeweiligen Reaktionseintrittes, auf der Ordinate die zugehörigen Amplituden der Blattsenkung wiedergegeben sind. Die erste Ordinate gibt die erstmalige Reaktion wieder; die nachfolgenden einzelnen oder gruppenweise auftretenden Reaktionen sind durch römische Ziffern gekennzeichnet[1]).

1) Es entspricht: *A* = Vers. 11c; *B* = Versuch im Text nicht wiedergegeben; *C* = Vers. 11i; *D* = Vers. 11k.

5. Nach genügend langer Weiterführung der intermittierenden Reizung durch wirksame Impulse (also solchen, die hinreichend hoch über der ursprünglichen Schwelle liegen) setzen schließlich die Reaktionen vollständig aus; es tritt vollständiger Verlust der Empfindlichkeit gegen mechanische Reize ein, ohne daß das Bewegungsvermögen vollkommen erloschen wäre, wie aus dem Eintritt einer, wenngleich schwachen, Reaktion bei Versengen der Blättchen in Vers. 11c hervorgeht. Meist kehrt schon nach kurzer Ruhepause die Reizbarkeit wieder zurück. Im gleichen Versuch war nach 24-stündiger Reizung allerdings noch am 3. Tage keine Reaktion zu erzielen; doch muß ich es dahingestellt sein lassen, ob nicht doch schließlich die Empfindlichkeit zurückkehrte, da infolge einer unliebsamen Verwechslung der Pflanzen das fragliche Blatt nicht mehr sicher identifiziert werden konnte. Desgleichen wäre noch zu untersuchen, ob lange andauernd gereizte Blätter schließlich irgendwelche Schädigungen erkennen lassen; in einem Falle wurden die betroffenen Blätter frühzeitig abgeworfen [1]).

Der von uns beobachtete Empfindlichkeitsverlust ist nicht mit dem von Pfeffer angegebenen Falle identisch. Nach seiner Beobachtung wäre das Blatt schon nach Rückkehr in die Ausgangslage unempfindlich; Sekundärreizungen in unserem Sinne hat Pfeffer bei entsprechend kurzem Reizintervall überhaupt nicht beobachtet.

6. Nach dem jeweiligen Abschluß eines Versuches fanden wir in manchen Fällen das Primärgelenk nicht reizbar, während bei anderen Blättern die Reizbarkeit erhalten war. Desgleichen scheint darin eine Unstimmigkeit zu liegen, daß wir in einigen Versuchen in Übereinstimmung mit Pfeffer dauernde Unempfindlichkeit gegen intermittierende Reizung und nach Beendigung des Versuches gegen Stoßreize überhaupt beobachteten, während wir sonst regelmäßig Sekundärreaktionen verzeichneten.

Ich meine, daß dieses scheinbar widersprechende Verhalten gegenüber stärkeren Reizimpulsen durch den Zeitpunkt bedingt ist, in dem der Versuch abgebrochen wird. Beendet man einen Versuch vorzeitig oder appliziert man dem in Erholung begriffenen Primärgelenk frühzeitig einen kräftigeren Stoß, so erscheint das Blatt, wie wir uns oft überzeugen konnten, unempfindlich, während ganz gleich-

1) Über Schädigungen infolge lange fortgesetzter Reizung vgl. auch Goebel (1918, S. 391).

artige Blätter, die man ungestört der intermittierenden Reizung überließ, regelmäßig Sekundärreaktionen aufwiesen. Fällt eben das Ende des Versuches nahe vor den Zeitpunkt, an dem die Empfindlichkeit „von selbst“ so weit angestiegen ist, daß eine Sekundärreaktion bevorstand[1]), dann wird ein Stoß den Eintritt einer Reaktion bewirken. Wird aber der Versuch in einem früheren Augenblick unterbrochen, wenn die Erholung — wie wir vorläufig sagen wollen — noch nicht genug vorgeschritten war, so kann keine Reaktion ausgelöst werden; das Gelenk scheint seine Empfindlichkeit infolge der intermittierenden Reizung verloren zu haben. Übt man nun des öfteren im Verlaufe der intermittierenden Reizung derartige Stöße aus, so kann schließlich eine derartige vorübergehende Erhöhung der Schwelle resultieren, daß jegliche Reaktion unterbleibt. Zudem bewegen sich die Amplituden der Sekundärreaktionen oft nur innerhalb weniger Grade. Beobachtet man nicht kontinuierlich, so entziehen sich diese unbedeutenden Lageveränderungen der Beobachtung und man hat bei Abbrechen des Versuches keine Gewähr, ob das Blatt eben eine Reaktion vollzogen hat und augenblicklich unempfindlich ist oder ob es sich bereits genügend erholt hat. Auf diese Gründe ist meines Erachtens der negative Befund Pfeffers zurückzuführen.

Fassen wir die Ergebnisse unserer bisherigen Untersuchungen zusammen, so müssen wir zwischen der Rückkehr der Empfindlichkeit im Laufe der fortgesetzten Reizung und dem Zustand der Empfindlichkeit bei Abbrechen des Versuches unterscheiden. Dadurch ergeben sich folgende Möglichkeiten:

I. **Nach Rückkehr des andauernd gereizten Blattes in seine Ausgangslage treten trotz fortdauernder Reizung keine Reaktionen mehr auf.**

1. Das Primärgelenk ist bei Abbruch des Versuches unempfindlich. Dieser von Pfeffer als Regel hingestellte Reaktionstypus wurde von uns nur unter bestimmten Umständen bei dauernd kräftigen Impulsen beobachtet.

2. Das Primärgelenk bewahrt seine Empfindlichkeit. Dies ist der Fall bei geringer, sich erstmalig eben über die Reizschwelle erhebender Reizintensität oder bei stärkeren Reizen, aber hochliegender Schwelle.

---

1) Gegen das Ende des Refraktärzustandes (vgl. unter „Theoretisches“).

II. Im Laufe der intermittierenden Reizung treten wiederholt einzelne oder serienweise Reaktionen auf (Fall Goeppert).

1. Bei Abbruch des Versuches unempfindlich.
2. „ „ „ „ empfindlich.

Die Empfindlichkeit bleibt jedenfalls erhalten, wenn die reizlosen Intervalle hinreichend groß gewählt werden, so daß das Blatt inzwischen Zeit zur völligen oder annähernden Erholung findet (Vers. 11a; weitere Beispiele bei Pfeffer, Bose, Brunn). Mit Sicherheit kann auch gesagt werden, daß bei hinreichender Frequenz und Stärke der Impulse nach entsprechend lange durchgeführter Reizung die Empfindlichkeit völlig (aber reversibel) gehemmt wird. Ob das Gelenk bei Abbruch des Versuches empfindlich befunden wird oder nicht, hängt außerdem von dem jeweiligen Zustand der Erregbarkeit in diesem Zeitpunkte ab.

Abschnitt IV.

Das Verhalten der Tertiärgelenke.

Die Reaktionen der Tertiärgelenke gegen intermittierende Stoßreize habe ich nur nebenher verfolgt, so daß sich noch kein abschließendes Urteil gewinnen läßt. Immerhin scheint es mir angezeigt, die gemachten Beobachtungen summarisch mitzuteilen.

Daß die Blättchen nach Rückkehr in die Ausgangslage trotz andauernder Erschütterungen ihre Empfindlichkeit beibehalten, wurde bereits von Pfeffer beobachtet; ihr Verhalten bei direkter intermittierender Stoßreizung wurde aber bisher meines Wissens nicht untersucht.

Wird eine sekundäre Blattfieder von unten her in einiger Entfernung von der Spitze durch einen Stoß von entsprechender Stärke gereizt, so tritt bei dem direkt betroffenen und in der Regel auch noch den unmittelbar folgenden Blättchenpaaren fast augenblicklich die bekannte Reaktion ein, die unter Umständen auch auf eine Anzahl folgender Gelenke weitergeleitet werden kann [1]). Bei intermittierender Reizung kann Frequenz und Stoß so abgestimmt sein, daß etwa sämtliche spitzenwärts gelegene Blättchen die maximale Reizlage angenommen haben, während die basipetale Leitung in

1) Über die Reizleitung bei Stoßreizen s. Goebel (1918, S. 396).

den ersten Minuten bis zu einem bestimmten Blattpaar weitergeschritten ist und dort halt macht. Wird die Reizintensität nun um ein Geringes erhöht, so äußert sich der Erfolg auch in einer Weiterleitung des Reizes auf die nächstfolgenden Blättchen. Bei vorsichtiger Steigerung der Reizdosis kann wiederholt ein solches Fortschreiten der Reaktion beobachtet werden, die sich schließlich auch bis zum Primärgelenk erstrecken kann. Daraus ergibt sich, daß die in Reizlage befindlichen, vom Stoße unmittelbar betroffenen Blättchen trotzdem befähigt sind, einen Reiz aufzunehmen und weiterzuleiten, sowie daß die Länge des bei der Reiztransmission zurückgelegten Weges in Abhängigkeit von der Reizintensität steht.

Bei andauernder intermittierender Reizung — die Frequenz betrug bei meinen Versuchen $^1/_{50}$ Minute — beginnen die von der Reizstelle entferntesten Blättchen sehr bald (ca. 2 Minuten) ihre Rückkehr zur Normalstellung, und diese Öffnungsbewegung greift schnell auch auf die folgenden Blättchen über. Die dem unmittelbar vom Reiz betroffenen Blättchen nächststehenden Blättchenpaare erreichen indessen während der Dauer der Reizung ihre Normallage nicht; sie bleiben in halb geöffneter Lage oder beginnen überhaupt kaum merklich mit der Gegenbewegung. Die spitzenwärts gelegenen Blättchen scheinen dabei besonders stark zurückzubleiben; auf sie macht sich offenbar der zugeleitete Reiz stärker geltend. Beginn und Fortschreiten der Gegenbewegung scheint im umgekehrten Verhältnis zur Stärke der Reizung zu stehen.

Das direkt getroffene Blättchenpaar verharrt hingegen dauernd — die Versuche wurden auf etwa $^3/_4$ Stunde ausgedehnt — in seiner maximalen Reizlage, ohne eine Spur einer Öffnungsbewegung zu zeigen, und weicht somit in seinem Verhalten ganz wesentlich vom Primärgelenk ab, das auch bei fortdauernder Reizung in seine Ausgangslage zurückkehrt. Jede Verstärkung des Reizes führt wieder zur maximalen Reaktion der in der Gegenbewegung begriffenen Blättchen, auch in dem Falle, daß die Öffnung eben erst und kaum merklich eingesetzt hat, worin sich gleichfalls ein Unterschied gegenüber dem Primärblattstiel geltend macht. Eine entsprechende Steigerung der Reizintensität kann auch jederzeit Anlaß zu einer Weiterleitung des Reizes auf vorher nicht betroffene Blättchen geben.

Das unmittelbar gereizte Blättchenpaar verharrt auch nach Aufhören der intermittierenden Reizung noch geraume Zeit in seiner Reizlage. Bei einem Versuch, bei dem die Reizung durch

50 Minuten andauerte, war erst 20 Minuten nach Sistierung der Reizung der Beginn der Gegenbewegung eben merklich geworden, während die indirekt gereizten Blättchen schon lange ganz oder teilweise ihre Ausgangslage erreicht hatten.

Brunn hat die Frage unentschieden gelassen, ob bei Mimosenblättern unter Umständen ein „Tetanus“ auftreten kann (S. 334). Das Bild, welches die intermittierend gereizten Blättchen bieten, spricht wohl dafür. Im Gegensatz zum Primärgelenk verlieren die tertiären Gelenke ihre Empfindlichkeit auch in der Reizlage nie vollständig, wie wir gesehen haben. Bei einer entsprechenden Intermittenz kann es daher zu einer Übereinanderlagerung von Reizwirkungen kommen, die in einem tetanischen Zustand des Gelenkes ihren Ausdruck finden[1]).

Wenn afrikanische Mimosen, wie Goebel (a. a. O. S. 404) auf Grund der Angaben von James Bruce mitteilt, während der Regenperiode ihre Blättchen dauernd geschlossen halten, so könnte auch dieser Zustand vielleicht auf eine derartige Starre zurückzuführen sein, die durch die lange andauernde intermittierende Reizung infolge des niederprasselnden Regens bedingt ist.

Abschnitt V.

Theoretisches.

Die Tatsache, daß bei andauernder intermittierender Reizung die Empfindlichkeit periodisch zutage tritt und schließlich ganz erlischt, bedarf der Erklärung. Ich möchte wenigstens den Versuch einer solchen machen; ein abschließendes Urteil bedürfte der Ergänzung durch eine exakte quantitative Verfolgung des Reaktionsgeschehens bei tunlichster Konstanz der Bedingungen, wozu die mir derzeit verfügbaren experimentellen Mittel fehlen.

Der nächstliegende, auf Pfeffer zurückgehende Gedanke, daß das gereizte Blatt bei jedesmaliger Annäherung an seine Ausgangsstellung neuerlich reizbar wird, reicht in dieser allgemeinen Fassung jedenfalls nicht zur Erklärung hin; die aufeinanderfolgenden Reaktionen können bald vor, bald nach der Erreichung der Normal-

1) Analoge Beobachtungen wurden von Lutz (1911, 302) an den Narben von *Mimulus* gemacht; bei Reizung in Intervallen von 1 Minute nehmen die Narbenlappen eine neue Gleichgewichtslage ein, sie bleiben geschlossen. Dort auch weitere Angaben über bisher beobachtete Fälle von anscheinend tetanischer Reizung.

lage eintreten, das Blatt sogar lange Zeit hindurch in dieser Stellung verharren, ohne daß sich irgendeine Empfindlichkeit für Stoß verrät, bis plötzlich wieder die Reizlage angenommen wird. Rückkehr der Erregbarkeit und Rückkehr des Blattes aus seiner Reizlage in die Normalstellung sind zwar unter gewöhnlichen Bedingungen, aber nicht notwendig gekoppelt. Auch mit dem Nachweis der Erhöhung der Reizschwelle unter der Einwirkung intermittierender Reizung, die in einzelnen Versuchen im Einklange mit den Erfahrungen von Brunn sichergestellt oder doch wahrscheinlich gemacht werden konnte, ist über die nähere Art des Geschehens noch nichts ausgesagt; Gewöhnung, Adaptation und Ermüdung können in gleicher Weise mit einer Erhöhung der Reizschwelle verknüpft werden.

Pfeffer (1873, 69) meinte, daß im Falle des Zutreffens des Goeppertschen Befundes, also bei Erhaltung der Reizbarkeit trotz andauernden Schüttelns, eine „wirkliche Gewöhnung" an dauernde Reizung vorläge. Eine solche beobachtete er auch an *Oxalis acetosella*, deren Blätter bei intermittierender Reizung ihre Empfindlichkeit beibehielten. Andererseits spricht Pfeffer aber auch von einer „Gewöhnung" oder Akkomodation — beide Ausdrücke werden in gleichem Sinne gebraucht — wenn Mimosenblätter oder Ranken bei fortgesetzter gleichmäßiger Reizung die Reizkrümmung ausgleichen[1]). In ähnlicher Weise schreibt Pringsheim (1912, 227) den Mimosenblättern nach erfolgter Rückkehr in die Ausgangsstellung bei dauernden Erschütterungen „eine Art Gewöhnung" zu; „denn nun sind sie unempfindlich für alle mechanischen Reize". Es wird somit bald die Erhaltung der Reizbarkeit, bald ihr Verlust als Gewöhnung bezeichnet. Es ist eben der Begriff „Gewöhnung" ein Ausdruck für sehr komplexe physiologische Vorgänge, der völlig unzulänglich wird, wenn man ihn auf einen einfachen reizphysiologischen Prozeß zu übertragen sucht. Ich stimme daher Pütter (1911, 531) vollkommen bei, wenn er empfiehlt, den Begriff „Gewöhnung" für ein physiologisches Geschehen als durchaus ungeeignet überhaupt nicht zu verwenden, da wir mit ihm keine

---

1) Jost erkennt den Mimosenblättern entsprechend den Ausführungen Pfeffers eine Reizgewöhnung zu im Gegensatz zu haptotropischen und nyktinastischen Organen, bei denen „gar keine oder höchstens eine langsame Reizgewöhnung eintritt". (II. Aufl., 610. — In die III. Aufl. ist diese Stelle nicht übergegangen.) — Goebel (1920, 394) spricht von „Gewöhnung" in dem Sinne, daß die Reaktion sich auch bei ausbleibendem Reize einstellt, von „Ermüdung", wenn des Abends eine Abnahme der Reizbarkeit auftritt.

klaren Vorstellungen über das Wesen des Vorganges verbinden können. Wertvoller scheint mir schon der Begriff „Reizstimmung" als Ausdruck für die Höhe der Erregbarkeit zu sein, wie ihn etwa Pringsheim (1909, 447 ff.) formuliert. Wenn in jüngster Zeit sich das Bestreben geltend macht, auch diesen Begriff über Bord zu werfen (Blaauw, Arisz, Bachhuizen), so hängt es damit zusammen, daß man den zweifellos sehr dankbaren Weg beschritten hat, Reaktionsketten in ihre letzten Teilprozesse zu zerlegen. Es ist ganz begreiflich, daß sich in diesem Falle der ganze Komplex einer sich einheitlich manifestierenden Reaktion in eine Summe von Differentialprozessen auflöst, für die dann die Termini, welche für das Ganze geschaffen wurden, ihren Sinn verlieren. Es ist nur konsequent, wenn man von diesem Standpunkte Begriffe wie „Reizstimmung", ja selbst „tropistische Perzeption" verwirft. Will oder kann man aber einen Reizvorgang nicht „atomisieren", mit anderen Worten in seine elementaren Prozesse auflösen, dann halte ich die hergebrachte Ausdrucksweise jedoch noch immer für wissenschaftlich brauchbar. Der Gegensatz, der sich heute auf reizphysiologischem Gebiete, speziell der Tropismenlehre, geltend macht, ist meines Erachtens eben im wesentlichen ein Gegensatz der Betrachtungsweise, indem man entweder das Verhalten des Organs als Ganzes ins Auge faßt oder die zellulären oder intraplasmatischen Teilprozesse, die an dem Reaktionsablauf Anteil nehmen, in den Vordergrund der Betrachtung stellt. Die Bedeutung dieser letzteren Richtung für eine tiefer dringende kausale Analyse ist durchaus anzuerkennen; doch führt sie notwendig zu einer Verschiebung des Inhaltes mancher bisher gebrauchter Begriffe, wodurch der Schein eines unvereinbaren Gegensatzes in der sachlichen Erklärung entstehen kann.

Für unsere Betrachtung kommen noch zwei weitere Begriffe in Betracht, die zur Vermeidung von Mißverständnissen einer kurzen Charakterisierung bedürfen, Adaptation und Ermüdung.

Die Adaptation ist als Anpassungszustand an die Reizstärke aufzufassen und kann daher mit einer Erhöhung der Reizschwelle verbunden sein. Ist die Möglichkeit einer solchen Adaptation auf wiederholte Inanspruchnahme durch mechanische Reize von vornherein auch nicht auszuschließen, so spricht doch bei unseren Versuchen der Umstand allein schon gegen eine derartige Annahme, daß die Empfindlichkeit bei länger fortgesetzter Reizung schließlich vollkommen erlischt, wogegen ein Adaptationszustand offenbar so

lange erhalten bleibt, als die maßgebenden Bedingungen nach Qualität und Quantität unverändert bestehen.

Sehen wir nun zu, ob wir mit dem Ermüdungsbegriff zur Erklärung unserer Beobachtungen an den Primärgelenken der Mimose – denn nur diese haben wir hier im Auge — das Auslangen finden. Der Vergleich mit dem Verhalten niederer Tiere bei wiederholter mechanischer Reizung bietet tatsächlich manche Analogien[1]). Stets führt der erste Reiz von einer Serie gleichstarker Reize zu einer kräftigen Reaktion; liegen die Reize im Bereiche des Schwellenwertes, so läßt sich konstatieren, daß die Schwelle hinaufgesetzt, d. h. eine erhöhte Arbeitsleistung zur Erzielung desselben Effektes erforderlich wird; schließlich tritt nach einer Serie von Reaktionen überhaupt kein Effekt mehr auf. Durch die Ermüdung wird aber auch der sekundäre und tertiäre Reizerfolg beeinträchtigt, die Leistung wird geringer und das Refraktärstadium verlängert (Pütter, 1911). Indessen muß die motorische Phase nicht direkt gehemmt sein; denn in gewissen Fällen (Kinashita) läßt sich nachweisen, daß eine andere Reizqualität an gleicher Stelle appliziert, eine unveränderte Wirkung hervorruft. Derartige Kennzeichen der Ermüdung treffen wir auch an unseren Mimosen nach wiederholten Reaktionen an. Das bei entsprechend langer Versuchsdauer beobachtete völlige Ausbleiben der Reaktion kann auch unbedenklich als Ausdruck der Ermüdung bezeichnet werden. Die Frage ist nur, ob und wie sich die in Intervallen einstellenden Reaktionen und das in den einzelnen Fällen einigermaßen abweichende Bild des Reaktionsgeschehens mit dem Auftreten von Ermüdungsvorgängen in Einklang bringen läßt. Als entscheidendes Kriterium für Ermüdung wollen wir mit Pütter nur das eine Moment betrachten: „die Leistung, d. h. die pro Zeiteinheit geleistete Arbeit muß hierbei stets abnehmen“ (a. a. O. S. 532).

Über Ermüdungserscheinungen an intermittierend gereizten Mimosen berichtet Bose an verschiedenen Stellen seiner Werke. Er beobachtete insbesondere eine Verlängerung der Latenzzeit, eine Verringerung der Geschwindigkeit des Reaktionsablaufes und eine Verzögerung der Reiztransmission, ferner, je nach den Versuchsbedingungen einen verschiedenen Verlauf der Reaktionskurven. Die wichtigsten der in dieser Hinsicht beobachteten Fälle sind folgende:

1) Vgl. Kinashita (1911) und Jennings (1902), zit. bei Pütter (1911, 531).

1. Die Amplituden der aufeinanderfolgenden Senkungsbewegungen werden infolge der Ermüdung immer kleiner. — 2. Es kommt zur Ausbildung eines „periodic fatigue“, indem zunächst einige Reaktionen mit abwechselnd größerer und kleiner Amplitude aufeinanderfolgen, die weiteren Reaktionen aber einer Gleichheit im Grade der Senkung zustreben, wobei nunmehr die Amplituden einen mittleren Wert annehmen. „In this adjustment to uniformity we are able to watch a tuning of the organ, as it were, its gradual accomodation[1]) to the stimulus impinging upon it“ (1913, S. 75). — 3. Die stufenweise Zu- und Abnahme der Reaktion („staircase response“). Sie tritt unter Bedingungen geringerer Reizbarkeit auf. „In this, successive responses undergo a gradual enhancement, or what is known in muscle-response — with which it is exactly parallel — as a staircase increase. After attaining a maximum excitability, under successive stimulations, there generally ensues a fatigue-decline“ (1913, S. 76).

Andere nur nebenbei erwähnte Fälle, bei denen die Reaktionen serienweise zu- und abnehmen, wollen wir hier außer acht lassen und desgleichen verweisen wir betreffs der versuchten Erklärung auf das Original. Hingegen scheint es uns instruktiv, Boses Beobachtungsergebnisse unter Zugrundelegung der von Verworn in seinem Werke „Erregung und Lähmung“ entwickelten Anschauungen einer Diskussion zu unterziehen, um dadurch zur Klarheit über unsere eigenen Ergebnisse zu gelangen. Zu diesem Behufe können wir vorteilhaft und ungezwungen den Mareyschen Begriff des „Refraktärstadiums“ einführen, worunter wir mit Verworn (1914, 149) jenen auf die erfolgreiche Reizung folgenden Zustand verstehen, in dem die Erregbarkeit des Systems mehr oder minder weit herabgesetzt ist. Ein solcher Zustand, wie er für den Herz- und Skelettmuskel, für Myoide der Einzelligen und für Nerven nachgewiesen wurde, tritt beim Hauptgelenk der Mimosen in typische Erscheinung; es ist unmittelbar nach erfolgter Reizung bekanntlich vollständig, d. h. auch gegenüber starken Reizen refraktär, geht aber bald nach Maßgabe der regulativen Prozesse in ein „relatives“ Refraktärstadium über, so daß er nur mehr für verhältnismäßig schwache Reize refraktär ist, nicht aber für stärkere, bis schließlich die Erregung vollständig ausklingt und die Erregbarkeit ihr ur-

1) Den Begriff „Akkomodation“ würden wir in diesem Falle nicht anwenden, da er in der Sinnesphysiologie in ganz anderem Sinne gebraucht wird.

sprüngliches Niveau wieder gewinnt. Das Auftreten eines „absoluten" Refraktärstadiums weist darauf hin, daß für das Primärgelenk der Mimose das „Alles oder Nichts-Gesetz" gilt, daß es also zu den „isobolischen" Systemen (Verworn) zu rechnen ist, „weil bei der Erregung alles zerfällt, was momentan zerfallsfähig ist" (S. 156), so daß die Erregbarkeit vollständig erlischt, bis wieder infolge der Selbststeuerung des Stoffwechsels ein genügender Vorrat von „Reizstoffen" angesammelt ist.

Der Erfolg der Interferenz gleichartiger Erregungen infolge intermittierender Reizung eines isobolen Systems ist im Prinzipe bei Verworn (199 ff.) auseinandergesetzt. Ist das Reizintervall derart bemessen, daß die Reize das vollständig erholte System treffen, so wird zunächst jeder Reizerfolg der gleiche sein. Infolge wiederholter Inanspruchnahme kann jedoch das Refraktärstadium eine Verlängerung erfahren, so daß der nachfolgende Reiz das Gelenk trifft, ehe es seine ursprüngliche Erregbarkeit wieder gewonnen hat; es kommt zur Interferenz von Erregungszuständen, was im vorliegenden Falle ein Anzeichen eingetretener Ermüdung darstellt. Kann es somit, wie in diesem supponierten Falle, zu einer Ermüdung kommen, obgleich das Reizintervall größer ist als das (ursprüngliche) Refraktärstadium, so bedingt es andererseits zunächst noch keine Ermüdung, wenn die Reizfrequenz derart gewählt ist, daß ein System von neuen Reizen getroffen wird, ehe das ursprüngliche Niveau der Erregbarkeit wieder erreicht ist. Die Herabsetzung der Erregbarkeit im Refraktärstadium ist an sich noch nicht der Ausdruck einer Ermüdung, diese äußert sich erst in einer Verlängerung des refraktären Zustandes; die Ermüdung trifft nur das Tempo, in dem durch Selbststeuerung die ursprüngliche Erregbarkeit wieder gewonnen wird, doch ist nicht die verringerte Erregbarkeit an sich schon notwendig eine Ermüdungserscheinung. Ich kann daher Bose in der Verwendung des Ermüdungsbegriffes — wenn ich seine Darlegungen recht verstehe — nicht vollständig folgen. Nach ihm kann die Pflanze auf einem zweifachen Wege in den Zustand der Ermüdung versetzt werden, entweder durch eine einzelne sehr intensive Reizung (so z. B. 1913, S. 147) oder aber bei mäßiger Reizstärke durch eine Verkürzung des reizlosen Intervalls, so daß der nächstfolgende Reiz das Gelenk noch vor dessen vollständiger Erholung trifft. „When the resting interval is diminished the recovery becomes incomplete, and there is a consequent diminution of amplitude of response. There is thus

an increased fatigue with diminished period of rest“ (1918, S. 91). Ich bezweifle es nicht, daß manche der in Betracht kommenden Erscheinungen tatsächlich das Ergebnis eines echten Ermüdungsprozesses sind, halte es aber nicht für angezeigt, Refraktär- und Ermüdungszustand zu identifizieren, wenngleich es unter Umständen schwer fällt, die Grenze zu ziehen. Wollen wir mit Pütter als einziges Kriterium der Ermüdung nur die verringerte Arbeitsleistung in der Zeiteinheit gelten lassen, dann würde ein Organ allerdings auf jeden Einzelreiz schon mit einer Ermüdung antworten; denn seine Arbeitsleistung ist während des Refraktärstadiums naturgemäß verändert. Eine echte Ermüdung ist indessen an wiederholte Inanspruchnahme gebunden und äußert sich primär in einer zunehmenden Verlängerung des Refraktärzustandes. Auch der Begriff „Erholung“ wird in einem doppelten Sinne angewendet, einmal im Gegensatz zur Ermüdung, wie es dem Sprachgebrauche am nächsten kommt, im anderen Falle aber im Sinne einer bloßen Wiederherstellung des ursprünglichen, d. h. des dem wirksamen Reize vorangegangenen Zustandes, also dem Ausklingen des Refraktärstadiums. Wohl stehen sich auch diese Vorgänge in ihrer kausalen Bedingtheit einander nahe; solange uns indessen ein tieferer Einblick in deren Mechanik fehlt, scheine es mir richtiger, die beiden Prozesse auseinander zu halten.

Der Erfolg interferierender Reize ist nach Verworn bei „isobolischen“ Systemen ein sehr einfacher: „Der Erfolg eines zweiten Reizes von gleicher Intensität wie der erste kann . . . nie größer sein als der erste, höchstens gleich groß, oder, wenn er in einen etwas früheren Zeitpunkt des Refraktärstadiums fällt, kleiner, denn mehr als alles kann ein isoboles System nicht ausgeben, wohl aber kann im gegebenen Moment die Menge des zum Zerfall erforderlichen Materials vermindert sein“ (S. 200). Ich gebe diese beiden Möglichkeiten an der Hand eines Schemas (Fig. 2 und 3)[1]) wieder, denen Verworns übersichtliche Darstellungsart zugrunde gelegt ist. Die Abszisse stellt dabei die Zeit dar, der Ordinatenwert 0 entspricht dem Ruhestoffwechsel und der spezifischen Erregbarkeit; die Intensitäten der aufeinanderfolgenden Reize sind durch die nach unten hin angezogenen Ordinaten dargestellt. Die sich über

---

1) Die Figuren in dieser Arbeit wurden nach meinen Skizzen von meinem Assistenten, Herrn Dr. Egon Bersa, gezeichnet, wofür ich ihm auch an dieser Stelle bestens danke.

die Abszisse erhebende Kurve stellt den jeweiligen Verlauf der Erregung (Energieproduktion) dar, die untere Kurve die Herabsetzung der Erregbarkeit durch den Reiz. Der tiefste Punkt der Kurve entspricht somit dem absoluten Refraktärstadium. Bei ihrem

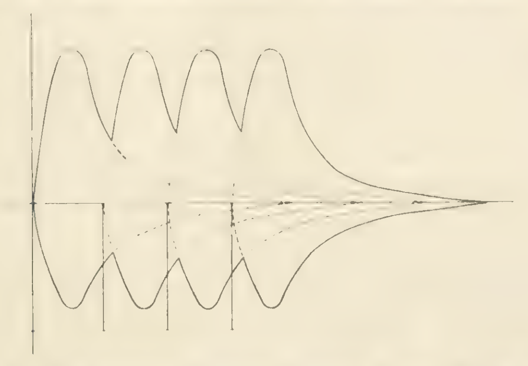


Fig. 2. Schema I. Die aufeinander folgenden Impulse, welche in das ausklingende Refraktärstadium fallen, bedingen gleiche maximale Erregungen.

Anstieg durchläuft die Kurve das relative Refraktärstadium; in dem Zeitpunkte, in dem ihr Ordinatenwert auf 0 sinkt, ist die ursprüngliche Erregbarkeit wiederhergestellt. Der Kurvenverlauf wurde den Erfahrungen der Tierphysiologen entsprechend eingezeichnet. „Es tritt also auf alle Fälle bei jeder Selbststeuerung des Stoffwechsels

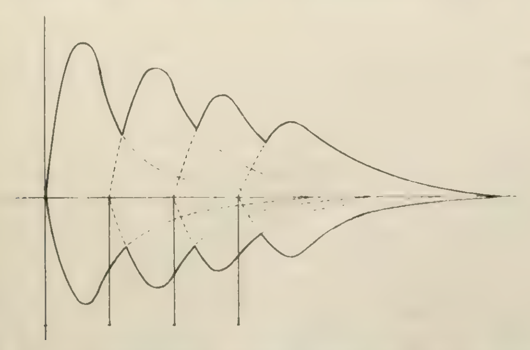


Fig. 3. Schema II. Die aufeinander folgenden Erregungen nehmen allmählich an Größe ab, da die Einzelimpulse das noch relativ stark refraktäre System treffen; die Dauer des Refraktärstadiums ist dabei für jede Einzelerregung als gleich angenommen.

nach einer Erregung ein der logarithmischen Form der Restitutionskurve entsprechendes Refraktärstadium auf, in dessen Verlauf stärkere Reize bereits wieder wirksam werden, wenn relativ schwächere noch keine Wirkung haben“ (Verworn, S. 160). Es bedürfte

jedoch durchaus noch der Prüfung, ob sich das Hauptgelenk der Mimose diesem Schema tatsächlich fügt[1]). Einzelne Erfahrungen scheinen mir sogar nicht dafür zu sprechen. Diese Frage bedürfte einer besonderen Untersuchung, die wohl am besten in der Weise durchgeführt werden könnte, daß in einzelnen Phasen der Rückregulierung die Summationsbreite für unterschwellige Reize geprüft würde, die nach Steinach „das feinste Reagens für die volle physiologische Leistungsfähigkeit der Zellsubstanz" darstellt (1908, 284).

Schema II entspricht dem einfachsten von Bose beobachteten Fall, den ich gleichfalls wiederholt zu beobachten Gelegenheit hatte. Man ersieht daraus, daß es sich dabei zunächst um keine Ermüdungserscheinung handelt, daß die abnehmende Erregungsgröße, die in der Verkleinerung der Senkungsamplitude ihren Ausdruck findet, nur auf die besondere Interferenz der Erregungen zurück-

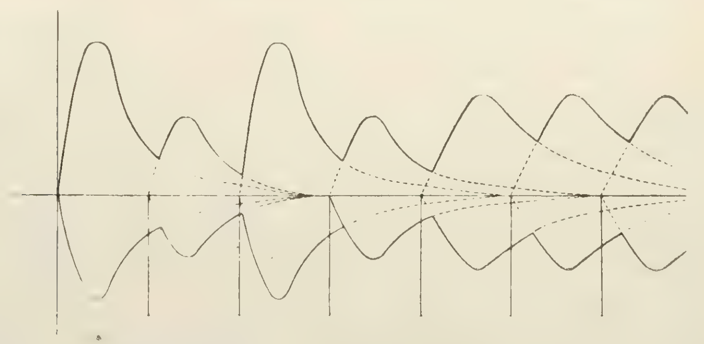


Fig. 4. Schema III. „Periodic fatigue" nach Bose.

zuführen ist; die Länge des Refraktärstadiums ist unverändert, nur werden die aufeinanderfolgenden Kurven etwas flacher.

Schwieriger ist schon der zweite von Bose angegebene Fall zu deuten. Hier äußert sich die Wirkung der ersten Reize in einer abwechselnd starken und schwächeren Senkung des Blattes, doch erfolgt bald eine Einstellung auf eine mittlere Amplitude. Wenn im Schema III der zweite und vierte Reizeffekt kleiner ist als der

1) Es ist dabei insbesondere auch zu bedenken, daß die Rückkehr der Erregbarkeit nicht in allen Zellen des Gelenkes mit gleicher Geschwindigkeit zu erfolgen braucht, wodurch die resultierende Kurve in ihrem Verlaufe beeinflußt werden könnte. Im Prinzip dürfte in dieser Hinsicht für die Stoßreizbarkeit speziell vielzelliger Organe die gleiche Überlegung gelten wie für Tropismen, bei denen die Reaktion, wie Arisz (1915, 186) für den Phototropismus zeigte, „als die Resultante einer großen Anzahl selbständig perzipierender und ± unabhängig voneinander reagierender Teile aufgefaßt werden muß".

jeweils vorausgehende, so ist es nach obigem leicht zu verstehen. Da aber der Erfolg der dritten Reizung den der ersten an Größe erreicht, so muß im Zeitpunkte des dritten Impulses das System offenbar wieder seine ursprüngliche Erregbarkeit annähernd zurückgewonnen haben. Das ist aber nur unter der Voraussetzung möglich, daß das Refraktärstadium bei einem geringeren Grad der Erregung schneller abläuft[1]), so daß der erneute Impuls in einen Zeitpunkt fällt, in dem das Refraktärstadium schon nahezu abgeklungen ist. Dieser rhythmische Verlauf der Erregung müßte bei gleichbleibenden Bedingungen weiterhin beibehalten werden, was indessen nach Bose nicht der Fall ist. Wir müssen daher zur Erklärung dieses Verhaltens notwendigerweise annehmen, daß sich sehr bald eine Verlängerung des Refraktärstadiums einstellt, wie es im Schema deut-

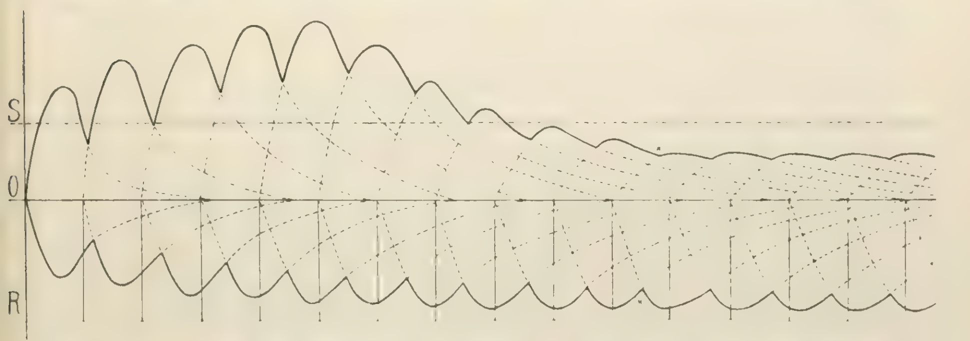


Fig. 5. Schema IV. Nach Verworn. Interferenz von Erregungen eines heterobolischen Systems, die durch eine rhythmische Reizserie ausgelöst werden. S = Schwelle des sichtbaren Reizerfolges. Bei × ist der Gleichgewichtszustand erreicht.

lich gemacht wurde, derart, daß jeder folgende Reiz das System in einem Zustande trifft, in dem die Erregbarkeit stets bis zum gleichen Grade wiedergewonnen ist. Diese Verzögerung der Selbststeuerung ist jedoch ein Ausdruck wahrer Ermüdung, die sich somit schon nach den ersten Reaktionen einstellt, aber zunächst nur unmerklich fortschreitet.

Gehen wir nun zu Boses dritten Fall, der „staircase response" über. Es scheint zunächst ein ähnliches Verhalten vorzuliegen, wie es Verworn in einem allgemeinen Schema wiedergibt, das ich hier reproduziere (Schema IV, Fig. 5). Die Reizimpulse *(R)* folgen

1) Tatsächlich geht nach Bose die „Erholung" nach einem schwachen Reiz schneller vor sich.

einander in gleichen Intervallen derart, daß der folgende eine verminderte Erregung antrifft. Durch Summation der Einzelerregungen kommt es zunächst zu einer absoluten Erregungssteigerung, die indessen bald absinkt, da das Refraktärstadium infolge zunehmender Ermüdung sich immer mehr verlängert, so daß schließlich die Erregungswellen unter der Wahrnehmungsgrenze (S) liegen, das Organ somit seine Reizbarkeit völlig eingebüßt zu haben scheint. (Beim Punkte × ist der Gleichgewichtszustand erreicht.) Nun ergibt sich aber ein interessantes Problem. Verworns Schema gilt nur, wie besonders hervorgehoben wird, für heterobolische Systeme; isobolischen Systemen dagegen geht die Summationsfähigkeit ab, „weil sie schon auf jeden Einzelreiz einen maximalen Reizerfolg geben, d. h. alles entladen, was sie an zerfallsfähigem Materiale momentan besitzen" (a. a. O. S. 207). Verhält sich also das Primärgelenk der Mimose wie ein heterobolisches System, d. h. gehorcht es nicht dem Alles- oder Nichts-Gesetz? In dieser Allgemeinheit darf die Frage jedenfalls nicht bejaht werden; doch besteht die Möglichkeit einer Analogie mit den Nerven, der zwar ein isobolisches System darstellt, aber unter gewissen Bedingungen, wie Ermüdung, Narkose oder O_2-Mangel, heterobolischen Charakter annimmt. „Nach diesen und ähnlichen Erfahrungen ist es zweifellos, daß isobolische Systeme während einer erregenden Reizung einen heterobolischen Charakter annehmen und erst einige Zeit nach dem Aufhören desselben und vollkommener Herstellung des ursprünglichen Stoffwechselgleichgewichtes wieder ihren isobolischen Charakter zurückgewinnen" (a. a. O. S. 223). Für ein solches Verhalten der Mimosen spricht auch der Umstand, daß von verschiedenen Autoren gelegentlich submaximale Reaktionen der Blattgelenke beobachtet wurden und zwar speziell bei großer Jugend des Blattes, im Zustande der Narkose und nach voraufgegangener wiederholter starker Reizung (Brunn, 1909, S. 331). Ich habe gleichfalls wiederholt ganz schwache submaximale Reaktionen beobachtet (z. B. gelegentlich beim vorsichtigen Umlegen hochreizbarer Pflanzen), die durch einen unmittelbar folgenden kräftigeren Reiz verstärkt wurden; doch ist es bisher nicht gelungen, dieses Verhalten beliebig hervorzurufen. Auch der von Bose mitgeteilte Befund, daß bei besonders heftigen Einzelreizen sich eine Ermüdung einstellt oder, wie wir sagen würden, das Refraktärstadium an Länge zunimmt, sowie die oben erschlossene Tatsache, daß schwächere Erregungen schneller abklingen (S. 317), sprechen dafür, daß das

Primärgelenk der Mimose fakultativ einen heterobolischen Charakter annehmen kann [1]).

Indessen darf noch ein anderer Umstand nicht übersehen werden. Ist das stufenweise Ansteigen der Erregung in Verworns Schema überhaupt dem „increasing record“ von Bose vergleichbar? In diesen Versuchen registriert die Kurve nur Zeitpunkt und Ausmaß der Senkung des Blattes, also die jeweilige Blattlage; wobei aber nur der Grad der Senkung (und auch das nur bedingt) als Maß der Erregungshöhe betrachtet werden kann. Die bei jedesmaliger Senkung eingenommene Lage hängt aber wesentlich von der im Augenblick der Reizung erreichten Ausgangssituation ab. Das Schema (Fig. 6) zeigt das Verhalten zweier in gleichen Intervallen gleich stark gereizter Blätter. Die Erregungsgröße ist also stetig abnehmend gedacht wie im Schema II (Fig. 3). Die beiden korrespondierenden Kurven *a* und *b* geben die Blattbewegung selbst wieder; die aufeinander folgenden Senkungsbewegungen werden allmählich abnehmend dargestellt, entsprechend der Erniedrigung der Erregungshöhen, dagegen wurde die Amplitude der Senkung an den einander entsprechenden Stellen der beiden Kurven als gleich groß angenommen. Nichtsdestoweniger sehen wir in einem Falle die Kurve (*a*)

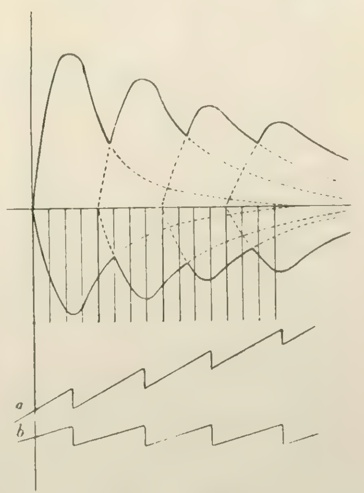


Fig. 6. Schema V.
Erläuterung im Text.

1) Diese Erscheinung erklärt sich vielleicht daraus, daß in gewissen Zuständen ein schwacher Stoßreiz auf die unmittelbar getroffene Stelle lokalisiert bleibt, während normalerweise selbst ein „punktueller“ Reiz sich der Gesamtheit der reizbaren Zellen mitteilt, was wohl nur in der besonderen histologischen Verkettung der Zellen begründet ist. Eine auf eine kleine Gruppe von Zellen innerhalb des reizbaren Gewebes lokalisiert bleibende Kontraktion, die zu einer submaximalen Reaktion Anlaß gibt, läßt sich in gewissen seismonastischen Organen (wie den Filamenten der Centaureen oder wie an den reizbaren Narben von *Mimulus* [Lutz, 1911]) tatsächlich unter der Lupe nachweisen. Wahrscheinlich handelt es sich somit auch beim Mimosengelenk um ein „Multiplikationsphänomen“. Das „Alles oder Nichts-Gesetz“ gilt dann streng genommen nur für ein einzelnes Zellelement, ebenso wie für die Nerven- und Muskelfibrille (vgl. Pütter, 528), für die Gesamtheit des Organs aber nur dann, wenn sich die Erregung über sämtliche überhaupt reizbaren Zellen erstreckt.

ansteigen, das Blatt nähert sich trotz wiederholter wirksamer Reizungen stufenweise seiner Ausgangsstellung, im anderen (*b*) wird es zu keinem weiteren merklichen Ansteigen über das Niveau kommen, das schon erstmalig erreicht wurde. Das verschiedene Verhalten hängt einfach von dem Verhältnis ab, in dem das Ausmaß der Senkung des Blattes infolge der Reizung zu der Größe von dessen Erhebung während des reizlosen Intervalls steht, was natürlich von dem jeweiligen Bedingungskomplex, nicht aber vom Grad der Erregung selbst abhängt.

Meine eigenen Versuche, zu denen ich nun übergehe, unterscheiden sich von den bisher besprochenen wesentlich dadurch, daß an Stelle der elektrischen die mechanische Reizung gewählt wurde und die Intermittenz der Reize wesentlich kürzer war, und zwar in manchen Fällen kürzer als das von Steinach für die Mimose ermittelte Summationsintervall.

Der Verlauf der Reaktion war trotz der kurzen Reizintervalle zunächst im Prinzipe nicht wesentlich anders wie bei Boses Experimenten. Hervorzuheben wäre insbesondere, daß eine „Transformation des Reizrhythmus in einen weniger frequenten Erregungsrhythmus“ (Verworn, S. 284) zu beobachten ist, was sich daraus erklärt, daß meist eine ganze Serie von Reizimpulsen in das einer wirksamen Reizung folgende Refraktärstadium fällt. Daß die Abnahme der Erregungsgröße, ausgedrückt durch die Winkelgröße des sich senkenden Blattes, auch bei gleichen Reizen von wechselnder Größe ist, liegt wohl z. T. daran, daß der Anstieg der Erregbarkeit nicht immer mit genau gleicher Geschwindigkeit vor sich gehen dürfte, das System also sich im Augenblick der wirksamen Reizung nicht immer im gleichen Zustand der Erregbarkeit befindet; z. T. ist aber das Ergebnis vielleicht durch die etwas primitive Methodik und die Wirkung der nicht streng konstanten Bedingungen zurückzuführen. Auch ist es nicht überraschend, daß — wie die durch genügend lange Zeit hindurch durchgeführten Versuche zeigen — die Reaktionen schließlich ganz ausbleiben; die Erregungswellen sinken eben schließlich wie in Schema V unter die Schwelle der Wahrnehmung. Überraschend und der Erklärung bedürftig ist jedoch die Tatsache, daß nach längerer Pause, in der bereits völlige Ermüdung eingetreten zu sein scheint, ein neues Aufflackern der Empfindlichkeit beobachtet wird, das sich im Eintritt einer ansehnlichen Reaktion oder einer Reaktionsserie äußert. Es macht den Eindruck, als würde die Ermüdung trotz andauernder intermit-

tierender Reizung gelegentlich wieder von einer vorübergehenden Erholung abgelöst.

Zur Erklärung dieses Sachverhaltes kann, wie ich glaube, folgende Überlegung beitragen. Der Reizablauf setzt sich aus einer Reihe von Teilprozessen zusammen: auf die Erregung oder primäre Reaktion folgt bei den Primärgelenken der Mimose die Abgabe von Wasser aus der unteren Gelenkhälfte und schließlich infolge der dadurch veränderten Turgorverteilung die Senkung des Blattes. Dabei greifen wir nur die hauptsächlichsten Phasen heraus, um die Darstellung zu vereinfachen. Die Ermüdung besteht nun primär niemals in der Hemmung eines dieser Prozesse oder ihrer Gesamtheit, sondern vielmehr in der Verzögerung der durch Selbststeuerung bewirkten Rückregulierung. Indem diese Wiederherstellungsreaktion mit einem Aufwand von Energie verknüpft ist, findet somit die Ermüdung im vorliegenden Falle ihren Ausdruck in einem verminderten Arbeitseffekt, insofern die zur Rückregulation erforderliche Zeit eine Verlängerung erfährt. Die ± vollständige Reaktivierung des jeweiligen vor der Reizung bestandenen Zustandes muß nun nicht für sämtliche Partiärprozesse mit gleicher Geschwindigkeit verlaufen und kann auch durch Ermüdung in verschiedenem Maße verzögert werden.

Verfolgen wir zunächst die Reaktivierung der Lage des Blattes auf einen Einzelreiz hin, indem wir die Geschwindigkeit der rückläufigen Bewegung durch Bestimmung der vom Blattstiel in aufeinander folgenden Zeiten zurückgelegten Winkelgrößen ermitteln, so ergibt sich ein annähernd geradliniger Anstieg, d. h. der Blattstiel bewegt sich mit gleichbleibender Geschwindigkeit aufwärts. Bei Annäherung an die Maximallage nimmt die Geschwindigkeit allerdings ab, worauf eine vorübergehende autonome Senkung des Blattes eintritt. An diesen Oszillationen, die lange bekannt und zuletzt von Brunn (1909) eingehend untersucht wurden, können wir somit aufsteigende und absteigende Kurvenäste beobachten, die offenbar mit einem Schwanken des Turgors der antagonistischen Gelenkshälften in Beziehung stehen.

Untersuchen wir nun die Geschwindigkeit der rückläufigen Bewegungen im Gefolge der Sekundärreaktionen, so erhalten wir fast stets einen überraschend gleichen Kurvenanstieg, wie es die als Beispiel gewählte graphische Wiedergabe einiger Versuche zeigt (Fig. 7—9). Kleine Abweichungen können nicht überraschen, wenn

man berücksichtigt, daß Schwankungen der Außenbedingungen nicht ausgeschlossen werden konnten und die der Darstellung zugrunde liegenden Winkelmessungen mit primitiver Methode durchgeführt wurden. Eine Ausnahme scheint allerdings regelmäßig aufzutreten, dann nämlich, wenn schwache Reaktionsausschläge zu einem Zeitpunkte eintraten, wenn die Kurve eben in der Nähe ihres Scheitelpunktes war (Fig. 8 zwischen 25 und 40 Min.), wenn somit der Anstieg an sich, d. h. ohne Reizung, verzögert gewesen wäre oder einem Abstieg (infolge einer Oszillation) Platz gemacht hätte. Der in der Zeiteinheit von dem sich erhebenden Blatte zurückgelegte Weg ist

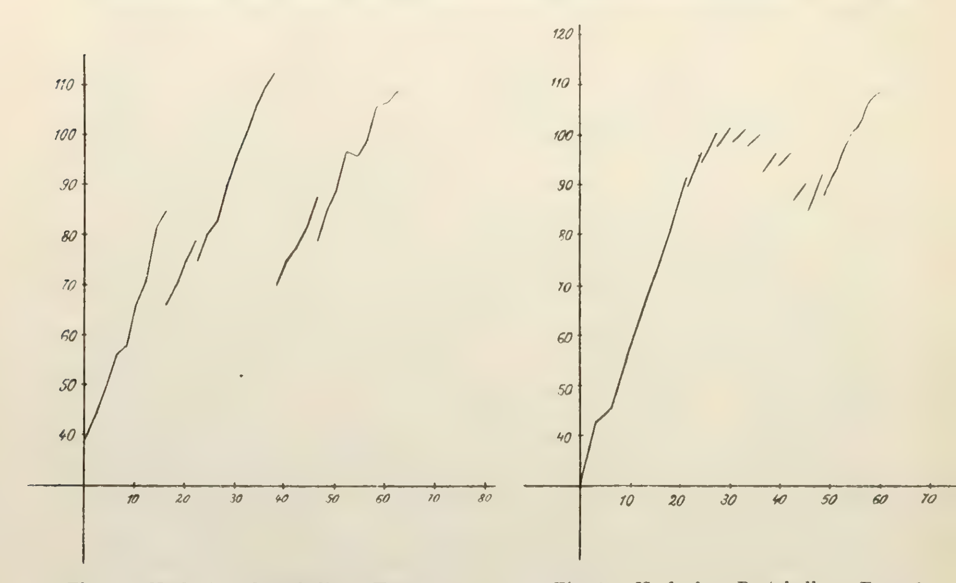


Fig. 7. Nach dem Protokoll zu Vers. 9a. Fig. 8. Nach dem Protokoll zu Vers. 6.

dann eben nur ein kleiner, der aufsteigende Kurvenast verläuft flacher. Ob diese Deutung zutrifft, wage ich noch nicht mit Sicherheit zu entscheiden, keinesfalls vermag ich aber in den vereinzelten beobachteten Fällen eines solchen Kurvenverlaufes ein Anzeichen von Ermüdung zu erblicken, da die Geschwindigkeit des Blattanstiegs sofort wieder zur ursprünglichen Größe zurückkehrt, sobald der Eintritt einer stärkeren Reaktion das Blatt wieder zu einer ausgiebigeren Senkung geführt hat. Im Falle tatsächlich eingetretener Ermüdung wäre zu erwarten, daß mit zunehmender Zeitdauer die Aufwärtsbewegung immer mehr verzögert und schließlich ganz sistiert würde. Unsere an dem empirisch er-

mittelten Verlauf der Anstiegkurve anknüpfende Überlegung führt zu einer für unsere Frage bedeutungsvollen Erkenntnis: Die Rückregulierungsprozesse, die zur Rückkehr des gereizten Blattes in die Ausgangsstellung führen, verlaufen trotz intermittierender Reizung selbst nach wiederholtem Reizerfolg ohne Anzeichen von Ermüdung.

In den Ablauf der übrigen Teilprozesse fehlt uns zurzeit noch ein genauerer Einblick. Jedenfalls muß jedoch eine Reaktion auch dann unterbleiben, wenn auch nur ein notwendiges Glied ausfällt, also auch dann, wenn die Reaktivierung auch nur eines Teilvorganges durch Ermüdung soweit verzögert ist, daß sie im Zeitpunkte der erneuten Reizung noch nicht hinreichend weit vorge-

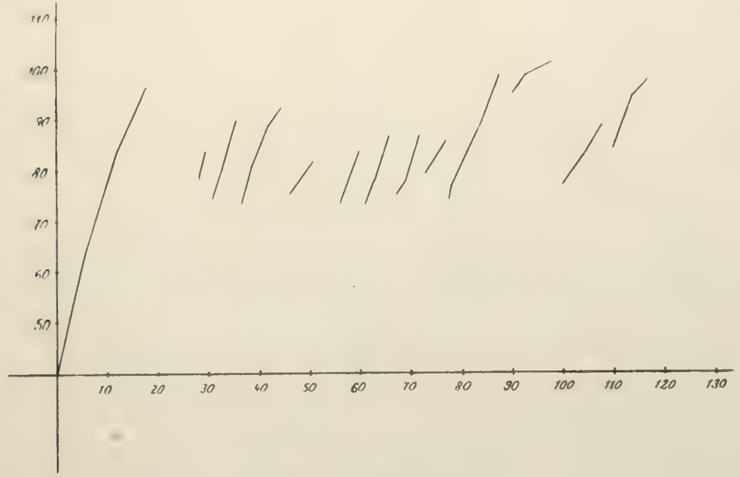


Fig. 9. Nach Vers. 4.

schritten ist. Mit anderen Worten, wir halten die Annahme für möglich und berechtigt, daß gewissermaßen jedem Teilvorgang ein Refraktärstadium zukommt, das durch Ermüdung in verschiedenem Ausmaße verzögert werden kann.

Nehmen wir etwa der größeren Anschaulichkeit halber an, es würde die Aufnahme von Wasser aus den infolge wiederholter Reizung ermüdeten, deturgeszenten Zellen der unteren Gelenkspolsterhälfte nur sehr allmählich vor sich gehen, so könnte wegen des veränderten Quellungszustandes der Plasmakolloide (oder allgemeiner gesagt, wegen ihres veränderten physikalisch-chemischen Zustandes) die Erregbarkeit des Plasmas gegen Stoß gehemmt sein; es wäre denkbar, daß sich wohl „Reizstoffe“ ansammeln, daß aber

ihr Zerfall unter den veränderten Zustandsbedingungen zunächst nicht möglich ist. Die Folge wäre eine anscheinend völlige Ermüdung. Bis der normale Plasmazustand wieder hergestellt, das Refraktärstadium dieses Partialvorganges somit abgeklungen ist, könnten sich hinreichend Reizstoffe angehäuft haben, um bei einem in diesem Zeitpunkte auftreffenden Reiz eine ausgiebige Reaktion oder eine Reaktionsserie auszulösen.

Es wäre aber auch denkbar, daß Zerfall und Neubildung von Reizstoffen in einem bestimmten Rhythmus erfolgt, der kürzer ist als der Rhythmus, in dem ein folgender Partialprozeß reaktiviert wird. Ist der letztere so weit relativ refraktär, daß er auf einen Reiz von bestimmter Größe anspricht, so wird eine neue Erregungswelle ausgelöst werden, deren Höhe von der in diesem Zeitpunkte verfügbaren Menge der Reizstoffe abhängt.

Um nicht mißverstanden zu werden, betone ich ausdrücklich, daß die in Betracht kommenden Vorgänge in Wirklichkeit durchaus nicht in der Weise abzulaufen brauchen, wie es oben für einen supponierten Fall angenommen wurde. Ich will lediglich auf die Möglichkeit hinweisen, daß dadurch, daß die einzelnen Partialprozesse eines Reizvorganges verschieden stark ermüden oder — was das gleiche besagt — daß die Reaktivierung ihres Ausgangszustandes mit ungleicher Geschwindigkeit verläuft, ein scheinbar bereits völlig ermüdetes System trotz fortdauernder Reizung wieder eine unerwartete Reaktion zeigen kann, wie wir es tatsächlich beobachten konnten. Wenngleich mir diese Erklärung am nächsten zu liegen scheint, so ist sie indessen doch nicht die einzig mögliche. Es wäre auch denkbar, daß die sensiblen Zellen des Gelenkpolsters ein verschieden langes Refraktärstadium besäßen, je nachdem sie unmittelbar vom Stoße getroffen oder indirekt alteriert werden, wie wir es in Anm. 1 S. 319 angedeutet haben. Auch diese Annahme, für die es in der Tierphysiologie manche Analogien gibt, würde das von uns beobachtete Verhalten der Primärgelenke der Mimosen verständlich machen. Eine endgültige Entscheidung muß weiteren Versuchen vorbehalten bleiben.

Abschnitt VI.

Zusammenfassung der Ergebnisse.

1. Andauernde Erschütterung oder intermittierende Stoßreizung eines Mimosenblattes bedingt zunächst keine Unempfindlichkeit oder Starre des in die Ausgangslage zurückgekehrten Blattes, vielmehr treten bei fortgesetzter Reizung in der Regel von Zeit zu Zeit wieder vereinzelt oder serienweise Reaktionen auf (Sekundärreaktionen, Reaktionsgruppen).

Der Eintritt der Sekundärreaktionen ist nicht an die Erreichung der Ausgangslage geknüpft; sie können sich einstellen, während das Blatt noch in der rückläufigen Bewegung begriffen ist, oder nach Überschreitung der Ausgangslage, während andererseits eine Reaktion lange oder dauernd ausbleiben kann, obgleich die Normalstellung des Blattes längst erreicht ist.

2. Bei den folgenden Reaktionen sind die erreichten Amplituden stets kleiner als bei der erstmaligen Reaktion; bei einer Gruppe von schnell aufeinander folgenden Reaktionen beträgt der Senkungswinkel oft nur wenige Grade, vergrößert sich aber bei einer längeren reaktionslosen Pause. Oft ist ein deutlicher Rhythmus im Eintritt der Reaktionen (Reaktionsrhythmus) und in der Größe der Amplitude zu erkennen.

3. Mit der intermittierenden Reizung ist eine Erhöhung der Reizschwelle verknüpft. Liegt die verwendete Reizintensität knapp an der Schwelle, so treten demzufolge bei fortdauernder Reizung keine Sekundärreaktionen auf.

4. An sich unwirksame Reize (Schüttelreize) äußern sich nichtsdestoweniger in einer Herabsetzung der Biegungsfestigkeit.

5. Bei entsprechend lange durchgeführter intermittierender Reizung unterbleiben schließlich die Reaktionen vollständig, was als Ausdruck einer Ermüdung im eigentlichen Sinne betrachtet wird.

6. Bei Abbruch der intermittierenden Reizung kann das annähernd in der Ausgangslage befindliche Blatt anscheinend völlig unempfindlich sein (wie es Pfeffer beobachtete) oder es kann die Empfindlichkeit erhalten sein (entsprechend dem Goeppertschen Befund). Maßgebend dafür ist wesentlich der Grad der Reaktivierung der Empfindlichkeit im Augenblick des applizierten Stoßreizes, der seinerseits wieder durch Intensität und Frequenz des

angewendeten Reizes (überhaupt durch die energetische Situation) bedingt ist.

7. Die Reaktivierung der Lage erfolgt nach jeder Senkung des Blattes mit annähernd gleicher Geschwindigkeit und ohne Anzeichen von Ermüdung.

8. Das an sich isobolischen Charakter tragende primäre Gelenkpolster der Mimose scheint gleichwie die Nerven bei dauernder Inanspruchnahme (Ermüdung) heterobolisch zu reagieren.

9. Der Wiedereintritt von Reaktionen an einem anscheinend bereits ermüdeten Blatte, trotz Fortdauer intermittierender Reizung, wird unter der Annahme verständlich, daß die einzelnen Partialprozesse des Reizvorganges ein verschieden langes Refraktärstadium besitzen.

10. Die Blättchen der Mimose kehren bei dauernder intermittierender Reizung nicht in die Ausgangslage zurück; bei ihnen scheint im Gegensatz zum Hauptgelenk eine tetanische Reizung möglich zu sein.

Graz, Februar 1923.

Literatur-Verzeichnis.

Arisz, W. H., Untersuchungen über den Phototropismus. Extr. du Rec. d. trav. bot. Néerl., Bd. XII, 1915.

Bernt, Mém. d. sc. phys. et nat. de Bordeaux, 1866 (zit. nach Pfeffer, 1873).

Bose, J. C., Researches on irritability of plants. New York—Calcutta 1913.

— —, Action of Stimulus on vegetable tissues. Trans. of the Bose Res. Inst. Calc. I, 1 u. 2, 1918, p. 31.

— —, Response of petiole-pulvinus praeparation of *Mimosa pudica*. L. c., p. 73.

Brunn, Jul., Untersuchungen über Stoßreizbarkeit. Cohns Beitr. z. Biol., I, 1909, S. 307.

Dassen, Wiegmanns Archiv, 1838 (zit. nach Pfeffer, 1873).

Goebel, K., Die Entfaltungsbewegungen der Pflanzen. Jena 1920.

Goeppert, Bot. Zeitung, 1862, S. 110.

Hofmeister, Wilh., Die Lehre von der Pflanzenzelle. Leipzig 1867.

Jennings, H. S., Studies on Reactions to Stimuli in Unicellular Organisms. IX. Amer. Journ. of Phys., 8, 1902.

Jost, L., Vorlesungen über Pflanzenphysiologie, II. Aufl. Jena 1908.

Kinashita, Über den Einfluß mehrerer aufeinander folgender wirksamer Reize auf den Ablauf der Reaktionsbewegungen bei Wirbellosen. Pflügers Archiv, **140**, 1911.

Linsbauer, K., Zur Kenntnis der Reizbarkeit der *Centaurea*-Filamente. Sitzungsberichte d. Akad. d. Wiss. Wien, Bd. 114, math.-nat. Kl., Abt. I, 1905, S. 809.

Linsbauer, K., Methoden der pfl. Reizphysiologie in Abderhaldens Handb. d. biolog. Arbeitsmethoden, Abt. XI/1, 1922, S. 241.

Lutz, K., Untersuchungen über reizbare Narben. Zeitschr. f. Botanik, Bd. III, 1911, S. 289.

Pfeffer, W., Physiologische Untersuchungen. 1: Unters. über die Reizbarkeit der Pflanzen. Leipzig 1873.

— —, Zur Kenntnis der Kontaktreize. Unters. aus dem bot. Inst. zu Tübingen, I, 1885, H. 4, S. 483.

Pringsheim, E. G., Die Reizbewegungen der Pflanzen. Berlin 1912.

— —, Studien zur heliotropischen Stimmung und Präsentationszeit. Cohns Beitr. z. Biol. d. Pflanzen, **9**, 1909, S. 415.

Pütter, A., Vergleichende Physiologie. Jena 1911.

Steinach, E., Die Summation einzeln unwirksamer Reize als allgemeine Lebenserscheinung. Pflügers Archiv f. d. ges. Phys., **125**, 1908.

Verworn, M., Erregung und Lähmung. Jena 1914.

Das Reizverhalten künstlicher Teilstücke, die Kontraktilität und das osmotische Verhalten der Oscillatoria Jenensis.

Von

Günther Schmid.

Mit 6 Textfiguren.

Einleitung.

Der Bewegungsmechanismus der Oscillarien kann offenbar nur erschlossen, aber unmittelbar nicht sichtbar gemacht werden. Doch scheint es mir nicht ratsam, bei den Untersuchungen allzu geradeaus auf das Ziel loszusteuern, den Mechanismus aufklären zu wollen. Wir müssen vielmehr im weitesten Umfange die Tatsachen kennen lernen, die an der lebenden Oscillarie zu beobachten oder experimentell zu fassen sind. Hierbei wird ganz von selbst einiges Licht auf den Bewegungsvorgang fallen. Je mehr Tatsachen wir fördern, desto besser wird es um eine Theorie der Oscillarienbewegung stehen. Auch mit vorliegenden Mitteilungen ist die Fülle der Erscheinungen bei *Oscillatoria* bei weitem nicht ausgeschöpft. Wenn auch der Verfasser sich gern der Hoffnung hingibt, daß die theoretischen Vorstellungen, welche auf folgenden Seiten überall eingeflochten werden, und daß die am Schluß gegebene zusammenfassende Theorie der Wirklichkeit nahekommt, so muß er doch alles dieses höchstens als eine theoretische Auseinandersetzung vorläufiger Natur bezeichnen.

Die Untersuchungen knüpfen an die früheren an (Schmid, II).

Abschnitt I.

Weitere Belege für die Autonomie der Fadenteile.

1. Thermokinetisches Verhalten künstlicher Teilstücke.

Früher ist gezeigt worden, daß die Geschwindigkeit der Bewegung von der Temperatur abhängig ist und daß innerhalb des Temperaturbereichs von etwa 10—30° die Reaktionsgeschwindigkeitsregel gilt (Schmid, I, S. 339). Diese Dinge sollen nicht ausführlich auf die Teilstücke angewendet werden. Es genügt zu zeigen, daß die Teilstücke in ihrem Reaktionsverhalten gegenüber der Wärme Autonomie dartun, wozu folgender Versuch mitgeteilt wird.

1/4 Stunde nach der Zerstückelung eines Fadens wird ein Bruchstück ohne Apex von ca. 0,5 mm Länge in seiner Beweglichkeit beobachtet, und bei 24° eine kontinuierliche Folge von relativen Geschwindigkeiten für je 2 Minuten, wie folgt, aufgeschrieben: 8, 12 1/2, 9, 5 (Umkehr), 12, 11 1/2, 8 1/2, 7 (Umkehr), 11 1/2, 11 1/2, 8 (Umkehr), 11, 10, 9 1/2, 5 1/2 (Umkehr), 11 1/2; worauf das Bruchstück durch die Wärmestrahlung eines vorbeigeführten nicht leuchtenden elektrischen Heizdrahtes erwärmt wird. Sofort steigern sich die Geschwindigkeiten, an obige Zahlen anschließend, so: 13 1/2 (Umkehr), 19 1/2, 17, 16 1/2, 18.

2. Photokinetisches Verhalten künstlicher Teilstücke.

a) Einleitende Versuche.

Oscillatoria Jenensis ist wenig empfindlich für Lichtreize, soweit das phototaktische Verhalten in Frage kommt. Es sind bei der schattig lebenden, braunen Oscillarie mittels Tageslicht nur negativ taktische Reaktionen und diese nur mangelhaft zu erweisen. Damit steht vielleicht im Zusammenhang, daß vorliegende Art in völliger Dunkelheit nicht zum Stillstand kommt. Mit größter Wahrscheinlichkeit konnte dargetan werden, daß es für sie eine Nachtruhe in der Bewegung nicht gibt, daß es ferner zur Betätigung des Bewegungsmechanismus des Lichtes nicht bedarf. Nach einer 31 tägigen Verdunkelung sind die Fäden bei weiterer Dunkelheit anscheinend so beweglich wie bei vollem Lichtgenuß (Schmid, II, S. 606). Es ist daher im besonderen für *Oscillatoria Jenensis* nicht selbstverständlich, daß Schwankungen in der Belichtungsintensität Veränderungen in der Bewegungsstärke bewirken. In der Tat reagiert aber *O. Jenensis* ebenso wie die von Nienburg und Harder (I) studierten grünen Formen.

1. Versuch: Der Faden kriecht auf 1 % Agar in einer Petrischale, die auf dem Objekttisch des Mikroskopes liegt. Er ist zunächst dem Lichte eines bedeckten winterlichen Südhimmels ausgesetzt. Der Spiegel ist also ausgeschaltet; das Licht wird noch durch das nahe herangebrachte Objektiv abgeschwächt.

Ein 4 mm langer intakter Faden, der am 30. Januar nachmittags ½1 Uhr frisch dem Originalstandort entnommen und um diese Zeit auf die Agarplatte gebracht worden ist, wird von 3 Uhr 5 Minuten nachmittags ab bald der Mikroskopspiegelung ausgesetzt, bald nicht, jedesmal so lange, bis er eine bestimmte Strecke des Okularmikrometers (0,195 mm) durchlaufen hat. Sobald er sie zurückgelegt hat, wird die betreffende Belichtung unterbrochen und die neue eingeschaltet. „Hell" bedeutet Spiegelung von unten durch den Kondensor ohne Blende, „dunkel" Ausschaltung des Spiegels, d. h. Belichtung durch auffallendes, geschwächtes Tageslicht. Temperatur: 21,5°.

	Dunkel	Hell
5 Minuten 0 Sekunden — 6 Minuten 35 Sekunden	95 Sekunden	
7 „ 25 „ — 8 „ 52 „		87 Sekunden
9 „ 30 „ — 11 „ 0 „	90 „	
11 „ 45 „ — 13 „ 12 „		87 „
13 „ 50 „ — 15 „ 20 „	90 „	
15 „ 50 „ — 17 „ 18 „		88 „
17 „ 50 „ — 19 „ 23 „	93 „	
20 „ 1 „ — 21 „ 31 „		90 „
22 „ 13 „ — 23 „ 48 „	95 „	
24 „ 37 „ — 26 „ 9 „		92 „
durchschnittlich	92,6 Sek.	88,8 Sek.

2. Versuch. Derselbe Faden, 1 Stunde später. „Hell" bedeutet hier eingeschaltetes Licht einer 25kerzigen Glühlampe aus 75 cm Entfernung. Das Tageslicht ist gegen den ersten Versuch sehr vermindert (nachmittags 4 Uhr im Januar!).

	Dunkel	Hell
2 Minuten 50 Sekunden — 4 Minuten 25 Sekunden	95 Sekunden	
4 „ 57 „ — 6 „ 20 „		83 Sekunden
7 „ 33 „ — 9 „ 20 „	107 „	
10 „ 10 „ — 11 „ 41 „		91 „
12 „ 10 „ — 13 „ 50 „	100 „	
14 „ 20 „ — 15 „ 55 „		95 „
16 „ 45 „ — 18 „ 52 „	127 „	
19 „ 40 „ — 21 „ 21 „		101 „
21 „ 50 „ — 23 „ 58 „	128 „	
24 „ 33 „ — 26 „ 20 „		107 „
durchschnittlich	111,4 Sek.	95,4 Sek.

Die Zeit, welche der Faden bei stärkerer Lichtintensität gebraucht, um die markierte Strecke zu durchwandern, ist also in jedem Falle kleiner als bei der niederen Intensität.

Hieran will ich entsprechende Versuche mit Teilstücken angliedern.

b) Versuche mit Teilstücken.

Die Methodik ist bekannt: Die zum Versuch geeigneten, auf 1 % Agargallerte kriechenden Fäden werden mit dem Rasiermesser durch kurzen Schlag geteilt. Bald werden Stücke mit einem Apex, bald apexlose Stücke verwendet. Auf das Ergebnis hat das keinen Einfluß. Die Lichtverhältnisse sind ähnlich wie bei vorhergehenden Versuchen. Die Zeit, welche nach der künstlichen Zergliederung vergangen ist, wird verschieden lang gewählt. Auch die verwendeten Teilstücke sind verschieden lang. Aus den Protokollen ein Beispiel für viele:

Teilstück ca. 200 μ lang, mit 1 Apex, 1/2 Stunde nach dem Zerschneiden. Temperatur: 21°. 1. 2. 1920 nachmittags 4 Uhr, bedeckter Himmel. „Hell", wie oben, = Glühlampe.

	Dunkel	Hell
28 Minuten 25 Sekunden — 30 Minuten 4 Sekunden		99 Sekunden
30 „ 20 „ — 32 „ 32 „	132 Sekunden	
33 „ 12 „ — 34 „ 40 „		98 „
35 „ 15 „ — 37 „ 30 „	135 „	
37 „ 51 „ — 39 „ 27 „		96 „
40 „ 9 „ — 42 „ 5 „	125 „	
42 „ 27 „ — 43 „ 57 „		90 „
44 „ 22 „ — 46 „ 18 „	116 „	
46 „ 45 „ — 48 „ 13 „		88 „
48 „ 38 „ — 50 „ 53 „	135 „	
durchschnittlich	128,6 Sek.	92,2 Sek.

Diese Versuche zeigen, daß die Teilstücke auf Schwankungen der Lichtintensität genau so reagieren wie die ganzen Oscillarienfäden. Durch Steigerung der Lichtintensität nimmt die Größe der Geschwindigkeit zu. Ferner wird der von Nienburg durch andere Versuchsmethodik gefundene Satz bestätigt, daß der Lichtreiz bei den Oscillarien nicht mit bestimmten Teilen des Körpers perzipiert wird, sondern der ganze Faden in gleicher Weise reizempfindlich ist.

Abschnitt II.

Chemotaktische Versuche.

1. Methodik.

Sämtliche Versuche geschahen auf 1 % Agargallerte, welche ohne Nährsalzzusatz aus rohem, ungewässertem Agar mit Brunnenwasser bereitet wurde. Auf den in handlichen Petrischalen aus-

gegossenen Agar bringt man Klümpchen Erde vom Originalstandort und läßt die Oscillarien auskriechen. Es gibt da nach einigen Stunden unter den auf die freie, glatte Agarfläche ausgewanderten Fäden stets eine Reihe von völlig einzeln kriechenden; diese sind für die chemotaktische Reizung geeignet. Alle Beobachtungen werden in der unbedeckten Petrischale und ohne Deckglas bei einer schwachen Vergrößerung ausgeführt. Das Mikroskop steht im Nordzimmer, hat weder Kondensor noch Blende; als Spiegel dient der Planspiegel. Die Reizflüssigkeit wird mit einer Glaskapillare zugeführt und zwar in Form eines kleinen Tropfens, in unmittelbarer Nähe der am Oscillarienfaden zu reizenden Stelle. Der Tropfen zerfließt auf dem Agar und reicht sichtbar, je nachdem, $^1/_4$ bis höchstens 1 mm weit längs des Fadens. Im übrigen läßt sich die Diffusion in der den Faden umkleidenden Wasserhülle nicht übersehen. Nach Beendigung eines Versuchs wird der Faden mit etwa 1 qcm Agarfläche herausgeschnitten und beseitigt. Die Beobachtung geschieht in der Weise, daß ein Faden mindestens 4—5 Minuten vorher genau verfolgt wird, wobei die Richtung der Kriechbewegung und die hintereinander für die Minute gemessene Wegstrecke in Teilstrichen (ein Teilstrich = 5,4 μ) aufgeschrieben werden. Alsdann erfolgt die Reizung und anschließend sofort weitere Beobachtung. Ich verfolge gewöhnlich die Bewegung des nicht zu reizenden Fadenendes, so bietet sich das andere zu reizende Ende leichter erreichbar für die Reizung durch den Kapillartropfen dar.

Reizflüssigkeit ist in allen Fällen Schwefelsäure in Konzentrationen von 0,01 bis 1 %, und zwar werden 0,01-, 0,025-, 0,05-, 0,5- und 1proz. Lösungen auf ihre Wirkungen untersucht. Es ist zunächst die Frage zu beantworten, welche Konzentrationen schädlich oder tödlich für *O. Jenensis* sind.

1 % H_2SO_4 färbt die Fäden augenblicklich bräunlichrot. Diese Fäden sind sofort tot. Läßt man die Lösung $^1/_2$ Minute auf eine Fadenanhäufung einwirken und wäscht diese anschließend durch Hin- und Herschwenken mit einer Nadel in Brunnenwasser, das mehrmals erneuert wird, 10 Minuten lang aus, bringt sie alsdann auf eine gewöhnliche Agarplatte, so sind weder anfangs noch später, noch nach 24 Stunden auf dem Agar makro- oder mikroskopisch Ortsveränderungen festzustellen. So ist auch 0,5 % H_2SO_4 tödlich. 0,05 % H_2SO_4 in gleicher Weise $^1/_2$ Minute angewendet, bewirkt keine Verfärbung. Auf dem Agar sind die Oscillarien nach 24 Stunden aus dem Fadenverbande weit ausgekrochen. Mikroskopisch zeigen sie nach dieser Zeit z. T. wenig, z. T. aber sehr lebhafte Bewegungen. Ein Verweilen von 2 Minuten in 0,05 % zeigt dagegen Schädigungen insofern, als nach dem Abspülen und Übertragen auf die gewöhnliche Agarmasse nur einzelne Fäden nach 24 Stunden eine ganz geringe Ortsveränderung be-

merken lassen, und die Fäden größtenteils abnorm rötlich oder grün verfärbt sind. Bei mikroskopischer Betrachtung sind sie jetzt durchweg unbeweglich, nur wenige Fäden zeigen sehr langsame Bewegungen. Dennoch sind selbst nach 48 Stunden makroskopisch weitere auffällige Ortsveränderungen bei einzelnen Oscillarien seit dem Tage vorher festzustellen.

0,025 % H_2SO_4, die nicht mehr säuerlich schmeckt, schädigt nach 2 Minuten langer Einwirkung wie 0,05 %. Auch nach einem Verweilen von 3 Minuten ergibt sich kein Unterschied. Dagegen tötet die Lösung nach 5 Minuten Einwirkung alle Fäden; denn auf die gewöhnliche Agarplatte übertragen, lassen sie nach 24 Stunden keinerlei Ortsveränderung erkennen; ebensowenig mikroskopisch. Die Fäden sind dann durchweg grün verfärbt.

0,01 % H_2SO_4, welche mit $BaCl_2$ deutliche Trübung gibt und Lackmuspapier rötet, ist für *O. Jenensis* bei 5 Minuten Einwirkung nicht tödlich[1]. Schon 2 Stunden nach dem Übertragen auf die Agarplatte sind die Ortsveränderungen makroskopisch offenbar. Nach 5 Stunden sind .die Fäden prächtig weit ausgekrochen. Stichproben zeigen unter dem Mikroskop die normale Geschwindigkeit.

Zusammenfassend läßt sich über die Schädlichkeit der Schwefelsäure sagen: von den in Frage kommenden Konzentrationen ist nur 0,01 % unschädlich, alle anderen wirken mehr oder weniger giftig. Dabei ist bemerkenswert, daß 1 % und 0,5 % augenblicklich töten, die übrigen Lösungen nach 2 Minuten Einwirkungsdauer töten oder schädigen. Bei nachfolgenden Versuchen wird nun die verdünnte Schwefelsäure entweder auf das nachwandernde oder vorwandernde Ende eines Oscillarienfadens gebracht. Nirgends wirkt die Säure wohl länger als 4—5 Minuten ein. Denn im ersteren Falle entzieht sich die Oscillarie durch unbeirrtes Weiterwandern der Säurewirkung, im anderen Falle durch Umkehrreaktion nach 1 oder 2 Minuten, selten nach 3 Minuten, was hier einem Verweilen von 2 × 1 bezw. 2 × 2, 2 × 3 Minuten = 2, 4 und 6 Minuten gleichkommt.

2. Reizung intakter Fäden.

Es soll die Reizung des Fadens vom vorwandernden Ende her, welches A genannt wird, getrennt behandelt werden von derjenigen, die vom nachwandernden Fadenende = Ende B geschieht. Anschließend werden kombinierte Reizungen behandelt. Und zwar werden die Reizungen zunächst an intakten, d. h. jederseits mit charakteristischen Apikalzellen versehenen Oscillarien ausgeführt. Der Gegenstand verdient unsere Beachtung, da von hier Schlüsse

1) Länger dauernde Einwirkung von 0,01 % H_2SO_4 ist auch hier tödlich; vgl. darüber Abschnitt VII unter 2 d.

auf die Reizleitung und den Mechanismus der Bewegung gezogen werden können. Angeschnitten wurden diese Dinge bereits von Fechner (S. 320). Ich begann die Untersuchung mit gewöhnlichem Brunnenwasser, lasse aber der Raumersparnis wegen den Bericht darüber beiseite. Brunnenwasser ist wirkungslos. Weder am vor- noch am nachwandernden Ende zeigt sich eine Reizwirkung. Dies stimmt mit Fechners Vor- und Kontrollversuchen mit destilliertem Wasser überein (Fechner, S. 310). Auch rein mechanisch wird durch Wasser kein Einfluß auf die Oscillarienbewegung ausgeübt.

a) Versuche mit 0,01 % Schwefelsäure.

(1 Teilstrich = 5,4 μ.)

Reizung des vorwandernden Endes (A).

1. Faden $6\frac{1}{2}$ mm lang. 22 → 22 → 22 → 24 → 23 → Reizung! 22 → 23 → 23 → 22 → 22 →.

2. Faden 4 mm lang. 17 → 15 → 17 → 18 → 18 → 20 → Reizung! 18 → 19 → 18 → 19 → 20 → 21.

3. Faden 5 mm lang. 20 → 20 → 20 → 21 → 20 → Reizung! 20 → 19 → 20 → 20 → 22 →.

4. Faden $4\frac{1}{2}$ mm lang. 15 → 23 → 23 → 23 → 22 → 23 → Reizung! 22 → 22 → 23 → 22 → 22 →.

5. Faden 9 mm lang. 21 → 22 → 21 → 21 → 22 Reizung! 20 → 22 → 22 → 22 → 22 →.

Reizung des nachwandernden Fadens (B).

6. Faden $3\frac{1}{2}$ mm lang. 13 → 12 → 13 → 14 → 13 → Reizung! 14 → 13 → 15 → 15 → 15.

7. Faden $5\frac{1}{2}$ mm lang. 13 → 7 → 12 → 13 → 12 → Reizung! 14 → 14 → 14 → 14 → 14 → 13 →.

8. Faden 4 mm lang. 11 → 11 → 11 → 11 → 10 → Reizung! 11 → 12 → 12 → 10 → 11 → 10 →.

9. Faden $3\frac{1}{2}$ mm lang. 13 → 14 → 14 → 14 → 12 → 13 → 12 → 13 → 13 → 12 → 12 → Reizung! 11 → 15 → 12 → 13 → 12 → 13 → 12 → 14 → 14 → 14 → 14 → 14 → 14 → 14 →.

10. Faden $4\frac{1}{2}$ mm lang. 15 → 14 → 14 → 14 → 14 → 14 → 14 → Reizung! 14 → 15 → 14 → 14 → 14 → 14 → 14 →.

Ergebnis.

Wie unter „Methodik“ ausgeführt wurde, wirkt die auf Lackmus deutlich reagierende Konzentration von 0,01 % Schwefelsäure auf *O. Jenensis* nicht giftig. Hier zeigt sich nun, daß sie auch

eine Umkehrreaktion nicht zu Wege bringt. Ob das vor- oder nachwandernde Ende vom Reiz getroffen wird, ist dabei gleichgültig.

b) Versuche mit 0,025 % Schwefelsäure.

(1 Teilstrich = 5,4 μ.)

Reizung des vorwandernden Endes (A).

11. Faden 9 mm lang. 18 → 17 → 17 → 17 → 13 → Reizung! * 2 ← 16 → 16 → 16 → 13 → 0 ← 1 ← $^1/_2$ ← 0. *) Zwischen Reizung und Reaktion liegt ein Zeitabschnitt von weniger als 53 Sekunden.

Während das vorwandernde Ende sichtlich auf die Reizung reagiert, bald in entgegengesetzter, bald in ursprünglicher Richtung wandert, bald stillesteht, arbeitet unterdessen das nachwandernde Ende (B) unbekümmert weiter, z. B. anschließend in 1 Minute: 16 →. Ich beobachtete sofort Ende A und erzielte in 1 Minute: 0, dann wieder Ende B mit 16 → usf. Das Gesamtbild der Fadenlage ist so: das vorderste Ende ist ca. 1 mm völlig gerade, darauf folgt ein intensiver kurzer Bogen von ca. 1 mm Ausdehnung, darauf das ca. 7 mm lange Hinterende in völlig gerader Lage.

12. Faden 5 mm lang. 17 → 18 → 18 → 19 → 18 → Reizung! * 18 → 11 → 10 → 9 ← 14 ← 16 ← 17 ←. *) Zwischen Reizung und dem Beginn der ersten neuen Beobachtung liegt ein Zeitraum von weniger als 34 Sekunden. Die Umkehrreaktion erfolgt also nach ca. $3^1/_2$ Minuten. Der gesamte Faden bleibt während der Beobachtung vollständig gerade.

13. Faden 7 mm lang. 15 → 15 → 16 → 16 → 15 → Reizung! 20 → 13 → (2 ← 10 →) * 15 → 10 → 12 (1 ← 12 →) **. *) und **): die eingeklammerten Wegstrecken beziehen sich auf einen Zeitabschnitt von je zusammen 1 Minute. Zwischen Reizung und der ersten Messung liegt ein Zeitraum von weniger als 30 Sekunden. Die Umkehrreaktion erfolgt also nach ca. $2^1/_2$ Minuten.

Beobachtung: Nach der Reizung zeigt der Faden auffällig ungleichmäßige Bewegungen, die sich in ruckweisen, manchmal nicht aufzeichenbaren Vor- und Rückbewegungen äußern.

14. Faden $4^3/_4$ mm lang. 15 → 14 → 15 → 15 → 15 → Reizung! *14 → 15 → 16 → 15 → 15 → 15 → 14 → 12 → 11 → 9 → 7 →. *) Zwischen Reizung und erster neuer Beobachtung liegt ein Zeitraum von weniger als 40 Sekunden. Sofort hieran anschließend beobachtete ich $^1/_2$-minutenweise schnell hintereinander die Enden A und B und kam dabei zu folgenden Zahlen und Bewegungsrichtungen: Für je $^1/_2$ Minute abwechselnd: A: 1 → 0 2 ← 6 ← 6 ←. — B: 7 → 7 → 6 → 6 ← 8 ←. Es wird offenbar, daß mindestens eine gewisse Zeitlang die Enden A und B nicht gleichmäßig arbeiten. Während A mit einer Geschwindigkeit von 1 sich bewegt und alsdann mindestens $^1/_2$ Minute ganz stillesteht, bewegt sich B mit der Geschwindigkeit 7 weiter; und schließlich wandert B bereits mit dem Maß 6 in entgegengesetzter Richtung, während A nur die Geschwindigkeit 8 in der neuen Richtung aufweist usf.

So wird das Gesamtbild des Fadens verständlich: Während das Ende A in einem markanten Bogen von ca. $1^1/_2$ mm daliegt, ist der übrige Teil des Fadens gerade.

15. Faden 4 mm lang. 18 → 18 → 17 → 17 → 18 → Reizung! (2 → 16 ←) * 4 →, darauf wie bei Faden Nr. 14 $^1/_2$-minutige Beobachtungen (für A und B alter-

nierend) wie folgt: A: 2 ← 3 ← 1 ← 0 0 0 $^1/_2$ ←. — B: 8 → 9 → 9 → 8 → 8 → 8 →. *) Die Einklammerung bezieht sich auf den Zeitabschnitt einer Minute. Zwischen Reizung und Reaktion liegt ein Zeitraum von weniger als 50 Sekunden.

Das Gesamtbild des Fadens ergibt eine Schleifenlage. Der Faden ist in einem doppelten Bogen gekrümmt. Ich habe während der Zeit des Stillstandes bei A die Rotation der beiden Fadenenden verfolgt und gefunden, daß auch jetzt beide Enden gleichsinnig und zwar mit gleicher Geschwindigkeit rotieren (in 2 Minuten eine Rotation).

Reizung des nachwandernden Endes (B).

16. bis 20. Die Belege für die fünf vorhandenen Versuche lasse ich der Raumersparnis wegen aus. Sie zeigen einheitlich keine Reaktion. Nach der Reizung wandert der Faden, so lange wie er beobachtet wird (5—10 Minuten lang), ohne Krümmungsbildung in der alten Richtung weiter.

Ergebnis.

Durch Reizung mittels 0,025 % Schwefelsäure werden Umkehrreaktionen offenbar. Die Reaktionszeit beträgt im günstigsten Falle weniger als 50 Sekunden. Beobachtet werden jedoch auch Reaktionszeiten von weniger als 53, 150 und 210 Sekunden. Die Umkehr erfolgt, wenn man den gesamten Faden ins Auge faßt, sehr wenig genau. Nur Faden Nr. 12 kehrt in allen Teilen gleichmäßig um, ohne seine gerade Gestalt zu verändern. Sonst ist die Umkehr mit einer intensiven Bogenbildung verbunden, die dadurch zustande kommt, daß nur oder zunächst das unmittelbar gereizte Fadenende reagiert.

0,025 % H_2SO_4 stellt für *O. Jenensis* eine nicht unbedingt tödliche Verdünnung dar (vgl. unter Methodik). Diese Konzentration bedeutet offenbar nur einen schwachen chemotaktischen Reiz, der so schwach ist, daß er entweder zu langsam die Gesamtstrecke des Zellenverbandes durchwandert oder gar nicht ganz durchgeleitet wird. Kommt schließlich die Umkehr des gesamten Fadens zustande, so ist nicht ersichtlich, ob dies nicht durch einen mechanischen Reiz auf die Zellen des Endes B erfolgt, nämlich durch die intensive Krümmung des Endes A.

Es stehen sich zwei Versuchsreihen gegenüber. Nur wenn A vom Reiz getroffen wird, erfolgt eine Umkehrreaktion. Für B bedeutet die Berührung mit dem Reizmittel keinen Reiz, oder es kann dieser doch nicht — auch nicht die geringste Strecke — durch den Faden weitergeleitet werden.

c) Versuche mit 0,05 % Schwefelsäure.

(1 Teilstrich = 5,4 μ.)

Reizung des vorwandernden Endes (A).

21. Faden 5 mm lang. 20 → 19 → 20 → 17 → 17 → Reizung! 9 → * 19 ← 20 ← 21 ←. Faden bleibt gerade. *) Die Größe 9 bezieht sich hier auf einen Zeitabschnitt von nur 40 Sekunden. Die Reaktionszeit beträgt weniger als 100 Sekunden.

22. Faden 6 mm lang. 22 → 22 → 21 → 20 → 21 → Reizung! * 9 → 19 ← 22 ← 25 ← 24 ←. Faden bleibt gerade. *) Zwischen Reizung und neuer Beobachtung liegt ein Zeitraum von weniger als 27 Sekunden. Die Umkehrreaktion erfolgt nach weniger als 86 Sekunden.

23. Faden 3 mm lang. 16 → 15 → 17 → 17 → 17 → Reizung! * 16 → 19 → 9 → 16 ← 17 ←. Faden bleibt gerade. *) Zwischen Reizung und neuer Beobachtung liegt ein Zeitraum von weniger als 25 Sekunden. Umkehrreaktion erfolgt nach weniger als 3 Minuten 47 Sekunden.

24. Faden $5^1/_2$ mm lang. 17 → 16 → 18 → 17 → 16 → Reizung! 19 → 17 → 15 → 6 → 4 →. Also nach mehr als 5 Minuten nach der Reizung keine Umkehr. Jedoch liegt jetzt das Ende A in starker Krümmung, was dafür spricht, daß das vorwandernde Ende rückwärts sich bewegt oder zum mindesten steht und nur passiv vom nachwandernden Ende B vorgeschoben wird.

25. Faden 3 mm lang. 19 → 17 → 18 → 18 → 18 → Reizung! * 15 → 13 ← 18 ← 19 ← 19 ←. Faden bleibt gerade. *) Zwischen Reizung und neuer Beobachtung liegt ein Zeitraum von weniger als 50 Sekunden. Umkehrreaktion erfolgt nach weniger als 110 Sekunden.

Reizung des nachwandernden Endes (B).

26. bis 30. Faden. Hier muß dasselbe wie bei den entsprechenden Versuchen mit 0,25 % H_2SO_4 gesagt werden. Es finden keine Umkehrreaktionen statt.

Ergebnis.

Mit 0,05 % als Reizmittel finden — wenn man den Versuch mit Faden Nr. 24 einbezieht — überall Umkehrreaktionen statt, falls der Reiz auf das vorwandernde Fadenende einwirkt. Außer im 24. Versuch ist der Reiz überall als kräftig zu bezeichnen. Der Faden schaltet der ganzen Länge nach um, daher bleibt er gerade. Auf das nachfolgende Ende bleibt die Reizung erfolglos.

Die Reaktionszeit beträgt im günstigsten Falle weniger als 86 Sekunden: im übrigen wurde sie mit weniger als 100, 110, 227 Sekunden bestimmt. Ob die exakte Umkehrreaktion auf einer schnellen Reizleitung durch den ganzen Faden beruht, bleibt dahingestellt, da ebensogut möglich wäre, daß längs der Wasserhülle des Fadens Diffusion des Reizmittels stattfindet, wodurch den Faden überall geeignete Reizkonzentrationen treffen.

d) Versuche mit 1 % Schwefelsäure.

31. bis 35. Faden. Reizung des vorwandernden Endes: Unmittelbar nach der Berührung mit der Reizflüssigkeit geschieht ein energisches Zurückweichen der Fadenspitze, dem ein ebenso energisches Vorrücken folgt. In den früheren, geringeren Konzentrationen traten solche Erscheinungen nicht zutage. Dies hat auch Fechner (z. B. S. 315) schon beobachtet. Mit Recht vermutet er in diesen Erscheinungen Kontraktionen, die er im Anschluß an Untersuchungen von Brand (I) in Beziehung zu dem osmotischen Druck der Reizlösung bringt. Ich komme auf die Kontraktionen ausführlich im VII. Abschnitt zu sprechen. Reizcharakter kommt ihnen nicht zu. — Die eigentliche Umkehrreaktion findet im übrigen in weniger als 40—60 Sekunden statt.

36. bis 40. Faden. Reizung des nachwandernden Endes. Auch für diese Versuche gelten die eben erwähnten Kontraktionserscheinungen. Eine Umkehrbewegung findet nirgends statt.

e) Reizung beider Fadenenden mit 1 % Schwefelsäure.

Die Reizung beider Fadenenden erfolgte so: Entweder wurde zuerst das Ende A gereizt, nachdem eine Umkehrreaktion zu verzeichnen war, alsdann das — jetzt vorwandernde — Ende B, oder der umgekehrte Weg wurde eingeschlagen: mehrere Minuten nach der erfolglosen Reizung des nachwandernden Endes B wurde Ende A gereizt.

1) Fadenende A wird gereizt, nach der Umkehr wird Ende B gereizt.

41. Nachdem der gesamte Faden, welcher vorher → wanderte, infolge Reizung des Endes A umgekehrt ist, also jetzt ← sich bewegt, wird 7 Minuten nach der Reizung Ende B beobachtet: 17 ← 17 ← 18 ← neue Reizung! 16 → 6 → 4 → 3 → 1 → 1 → 2 → 2 → 1 →. Reaktionszeit ca. 40 Sekunden. Der Faden liegt am Schluß in einem Bogen. Die beiden Fadenenden sind tot, was sich durch ihre rötlichbraune Verfärbung kundgibt.

42. 4 Minuten nach der Reizung des Fadenendes A wird B beobachtet. Die Bewegungsrichtung (vorher →) ist jetzt B: 10 ← 8 ← 8 ← 5 ← 6 ← neue Reizung! 7 → 6 → 6 → 8 →. Reaktionszeit weniger als 60 Sekunden. Währenddessen liegt A völlig still. Der Faden hat am Schluß eine starke Krümmung hinter B aufzuweisen. Fadenenden tot.

2) Fadenende B wird gereizt, darauf nach einigen Minuten Ende A.

43. Nachdem nach der erfolglosen Reizung des Endes B 6 Minuten verstrichen sind, wird Ende A beobachtet. A: 19 → 17 → 16 → 16 → neue Reizung! 14 → 12 ← 9 ← 9 ← 13 ← 19 ← 16 ← 17 ← 15 ←. Reaktionszeit weniger als 19 Sekunden. Am Schluß zeigt der Faden eine Bogenkrümmung im Abschnitt des letzten Sechstels der Gesamtlänge und zwar in der Nachbarschaft des Endes B. Fadenenden tot.

44. 7 Minuten, nachdem Fadenende B erfolglos gereizt worden ist, wird A beobachtet. A: 14 → 17 → 19 → 18 → neue Reizung! 2 ← 5 ← 5 ← 3 ← 4 ←. Reaktions-

zeit ca. 30 Sekunden. Der Faden hat in seiner Mitte eine Ausbiegung, sonst ist er gerade. Fadenenden tot.

Die osmotischen Kontraktionen sind bei diesen Versuchen nicht mit aufgezeichnet worden.

Ergebnis.

Zunächst kann aus diesen Beobachtungen die Zahl der Daten für die Reaktionszeit vermehrt werden. Die Reaktionszeit beträgt ca. 30, 40 oder weniger als 60 bezw. 90 Sekunden.

Die Versuche lehren andererseits einiges in bezug auf den Bewegungsmechanismus. Überall zeigt sich, daß nach Einwirkung der 1 % Schwefelsäure bereits nach $^1/_2$ Minute die Enden des Fadens absterben. Diese Zonen kommen demnach als bewegungstätige Fadenteile nicht mehr in Betracht. Findet gleichwohl eine Bewegung in irgend einem Sinne noch längere Zeit statt, so ist auf die Bewegungstätigkeit der übrigen, d. h. also der mittleren Fadenzone zu schließen: sie bewerkstelligen jetzt allein die Bewegung. Aus denselben Versuchen wird ferner klar, daß im normalen Bewegungsverlauf der jeweils vordere Fadenteil bewegungstätig mit arbeitet. Sonst dürfte, nachdem vorher die Abtötung des ersten Fadenendes geschah, weder bei den Versuchen unter 1) — 41 und 42 — noch bei denjenigen unter 2) — 43 und 44 — nach erfolgter Abtötung des zweiten Fadenendes ein Stillstand stattfinden. Auf diese Weise kommt ja die Bogenbildung im Faden zustande.

3. Reizung künstlicher Teilstücke.

Die Teilstücke werden, wie üblich, durch schnelles Zerschneiden mit einem scharfen Rasiermesser eines auf dem Agar kriechenden und vorher in seinen Bewegungen studierten geraden Oscillarienfadens erzeugt. Nach mehrminutiger Beobachtung eines Teilstückes erfolgt die Reizung. Reizmittel ist in allen folgenden Versuchen 0,5 % Schwefelsäure.

a) Teilstücke aus einem Trennungsschnitt.

Reizung des vorwandernden Wundendes.

45. Intakter Faden $3^3/_4$ mm lang. Teilstück 1 mm lang. 1 Minute nach dem Trennungsschnitt: 14 → 13 → 13 → 15 → Reizung! 1 ← 1 ← $1^1/_2$ → $^1/_2$ → 0 0 0. Das kurze Fadenstück ist getötet. Umkehrreaktion in mindestens 20 Sekunden.

46. Faden 5 mm lang, Teilstück $1^1/_2$ mm lang. Etwa 40 Sekunden nach dem Trennungsschnitt: 14 → 14 → 14 → 14 → Reizung! 7 → 4 → $^1/_2$ ← $^1/_2$ ← 2 ← $1^1/_2$ ← 2 ← 2 ← 1 ←. Umkehrreaktion in weniger als 175 Sekunden und mindestens

120 Sekunden. Das Fadenstück ist am Schluß gekrümmt. Während nämlich das Ende mit der Wundstelle zurückwandert (←), wandert das Apikalende in alter Richtung (→) weiter. Abwechselnde 1/2-minutige Beobachtungen ergeben folgende Zahlen:

Apikalende: 4 → 4 → 4 →. — Wundende: 1 ← 1 ← 1 ←.

Der mitzuteilende Stoff gliedert sich danach, ob die durch den Schnitt entstandenen Wundenden oder intakte Apikalenden gereizt werden. Da es mir besonders darauf ankam, die durch den Trennungsschnitt mit dem Rasiermesser geschaffenen neuen Fadenenden auf ihre Reizempfänglichkeit zu prüfen, reizte ich mit Vorliebe diese.

47 bis 52. Versuche hinsichtlich der Teilstücklängen mannigfach variiert. In den meisten Fällen bleibt das Fadenstück nach der Umkehrreaktion, welche in 25, 49, 60, 74, 85, 120 Sekunden stattfindet, völlig gerade. Berücksichtigt man in diesen Versuchen, wie auch in früheren das Impfalter der Fäden bezw. Fadenstücke, so zeigt sich bei völlig frischen Fäden eine glatte Umkehrreaktion, während ältere Fäden durchweg zu Bogenkrümmungen neigen. Die letzteren haben also eine langsamere oder weniger exakte Reizleitung.

Reizung des nachwandernden Wundendes.

53 bis 57. Das nachwandernde Wundende ist bald dasjenige, welches schon in dem intakten Faden während der Wanderung hinten liegt, bald dasjenige, das nach dem Schnitt — infolge des Schnittes als Reiz — das vorwandernde geworden ist. Keiner der Reizversuche bewirkte — bei völliger Geradehaltung des Fadens — eine Umkehrreaktion.

Reizung des Apikalendes.

58 bis 61. Noch wurde besonderer Wert darauf gelegt, das natürliche Apikalende an künstlich erzeugten Teilstücken zu reizen. Wie zu erwarten, ergibt das keinen Unterschied gegenüber Versuchen, in denen das Wundende gereizt wurde.

Ergebnis.

Durch den künstlichen Eingriff ist augenblicklich ein neues Fadenende ohne die morphologischen Eigenschaften des natürlichen Apikalendes gebildet worden, das aber in seiner Empfindlichkeit für den chemotaktischen Reiz dem Apikalende gleicht. Es ist ganz gleichgültig, ob Apikal- oder Wundende gereizt wird. Wenn nur immer der Reiz entgegengesetzt der Bewegungsrichtung des Fadenstückes angreift, schaltet das Fadenstück um. Andererseits ist in allen Fällen Reizung eines nachwandernden Fadenstückes — gleichviel, ob Apikal- oder Wundendes — wirkungslos. Diese für die Frage der Reizleitung wichtige Tatsache belegt von neuem auch die Autonomie der Fadenteile, da sie sich ja nicht anders wie die ganzen Fäden verhalten. Auch in den Teilstücken können nach der Reizung Bogenbildungen auftreten. Sie beruhen wie bei

intakten Fäden auf mangelhafter Reizleitung und kommen letzthin durch die verschiedene Bewegungstätigkeit hinsichtlich der Richtung und Geschwindigkeit verschiedener Zonen zustande. Die Reaktionszeit für die Umkehr nach der Reizung wurde wechselnd mit etwa 20—120 Sekunden ermittelt.

b) Teilstücke aus zwei Trennungsschnitten.

(Reizung apexloser Stücke.)

Durch zwei schnell hintereinander geführte Schnitte wird ein mittleres Stück des Fadens herausgetrennt. Dies Stück besitzt also beiderseits ein Wundende. Der somit apexlose Fadenteil wird bald nach dem Schnitt in gewohnter Weise gereizt.

Reizung des vorwandernden Endes.

62. Intakter Faden war $5^1/_2$ mm lang. Teilstück ist 4 mm lang, hat infolge des Trennungsschnittes die ursprüngliche Richtung geändert. 2 Minuten nach den Schnitten: 18 → 18 → 19 → 19 → 19 → 19 → Reizung! 18 → 17 → (11 → 3 ←) 16 ← 15 ← 16 ← 17 ← 16 ← 16 ← 15 ←. Reaktion in weniger als 197 Sekunden, in mindestens 167 Sekunden. Fadenstück bleibt gerade.

63. Intakter Faden war 5 mm lang. Teilstück ist 4 mm lang, wandert in ursprünglicher Richtung. 2 Minuten nach den Schnitten: 21 → 21 → 21 → 20 → 20 → 21 → Reizung! 20 → 20 → 18 → (2 → 6 ←) 19 ← 20 ← 19 ← 19 ← 21 ←. Fadenstück bleibt gerade.

Reizung des nachwandernden Endes.

64. Intakter Faden war $4^1/_4$ mm lang. Teilstück ist 2 mm lang. Richtungswechsel infolge der Schnitte wie unter Nr. 62. Alsdann 4 Minuten nach den Schnitten: 16 → 16 → 17 → 17 → 17 → 17 → 17 → Reizung! 11 → 6 → 6 → 6 → 5 → 4 →, nach einer Beobachtungspause von 10 Minuten: 9 → 10 → 10 →. Fadenstück bleibt gerade.

65. Intakter Faden war 4 mm lang. Teilstück ist $1^1/_2$ mm lang. Richtungswechsel wie vor. 3 Minuten nach dem Schnitt: 20 → 21 → 21 → 20 → 21 → 20 → 20 → Reizung! 20 → 21 → 20 → 20 → 21 → 20 → 20 → 21 → 20 →. Fadenstück bleibt gerade.

Ergebnis.

Um Raum zu sparen, wird auf die Mitteilung weiterer Versuche mit apexlosen Stücken verzichtet. Es ist zur Genüge ersichtlich, daß apexlose Teilstücke aus dem Mittelteil des Oscillarienfadens in ihrem chemotaktischen Reizverhalten autonom sind. Die Apikalzelle ist mithin für die Reizperzeption nicht unerläßlich. Vielmehr vermag jede Zelle den chemischen Reiz zu perzipieren

und weiterzugeben. Hinsichtlich der Reizleitung ergibt sich nichts anderes wie in den früheren Versuchen: Der Reiz kann nur wirken, wenn er dem jeweils vorwandernden Fadenende genähert wird.

Abschnitt III.

Weitere taktische Versuche.

1. Negative Phototaxis.

Oscillatoria Jenensis ist — im Gegensatz offenbar zu allen grünen Oscillarienarten — nicht positiv phototaktisch. Der schattig lebende Organismus bekundet andererseits bei stärkerem Tageslicht negativ taktische Reaktionen von wechselndem Ausmaß. Weil ich nun durch Erwärmen auf 40° (Schmid, II, S. 607) phobische Reizantworten nicht erzielen konnte, nehme ich an, daß der Reizerfolg in den an anderer Stelle (Schmid, I, S. 365) mitgeteilten Versuchen, bei denen Bogenlichtbestrahlung Umkehr der Fäden bewirkte, nicht der dort gemessenen Erwärmung von 40—42°, sondern eben der intensiven Belichtung selber zu verdanken ist. Ich möchte die damals unter anderen Gesichtspunkten ausgeführten Beobachtungen hier noch einmal heranziehen, ohne daß der Frage, ob Photo- oder Thermotaxis vorliegt, irgendwie nähergetreten werde. Aus genanntem Versuchsbericht ist ersichtlich, daß es für den Erfolg der Umkehrreaktion davon abhängt, ob Vorder- oder Hinterende eines wandernden Oscillarienfadens auf die hellbeleuchtete Öffnung der Objekttischblende gebracht wird. Nur wenn man das jeweilige Vorderende der Belichtung einer Bogenlampe aussetzt, erfolgt der sichere Richtungswechsel. Schon damals wurden nicht nur intakte Fäden verwendet. Ob am vorwandernden Ende die Apikalzelle und deren Nachbarschaft unversehrt vorhanden oder ob der Oscillarienfaden ein Bruchstück war, war für den Reizausfall gleichgültig. Ich verfüge noch über eine ganze Reihe Aufzeichnungen derartiger Versuche, die stets dasselbe besagen. Die Umkehrreaktion unterbleibt gesetzmäßig, wenn ein beliebig langer Abschnitt des jeweiligen Hinterendes eines Oscillarienfadens oder Fadenbruchstückes von intensivem Licht getroffen wird.

Hierher wollen wir auch die von Nienburg mitgeteilten Versuche über die Perzeption des Lichtreizes bei den Oscillarien stellen:

2. Positive Phototaxis.

Nienburg arbeitete mit einer grünen Oscillarie — *Oscillatoria Cortiana* Menegh. —, die auf Beschattung prompt mit einer Bewegungsumkehr, also nach der üblichen Bezeichnungsweise positiv phototaktisch reagiert. Er projizierte einen scharf begrenzten rechteckigen Lichtfleck auf das im übrigen verdunkelte Substrat und beobachtete den Faden in dieser „Lichtfalle". Als einfachster Fall ergab sich dieser, daß die Oscillarie im hellen Felde gegen die Dunkelgrenze vorwanderte und sie überschritt, wobei der vordere Fadenteil aber nur eine bestimmte Strecke weit umschattet werden konnte; denn es genügte diese teilweise Beschattung, um den Faden stillstehen und umkehren zu lassen. Der Faden bewegte sich ins Lichtfeld zurück, wanderte auf die gegenüberliegende Dunkelgrenze zu, wo nach dem Überschreiten wieder die Umkehrreaktion ausgelöst wurde usf.

Es erscheint uns von Wert zu wissen, wie weit das vorwandernde Fadenende, während das Hinterende beleuchtet wird, in die Dunkelheit eintauchen muß, damit der ganze Faden umkehrt. Aus Nienburgs Diagrammen läßt sich hierfür einiges ablesen. Das verdunkelte Fadenstück ist ziemlich lang. Es beträgt 20 bis 90 %; das ist eine sehr wechselnde Länge, die auch, absolut gerechnet, wechselnd lang ist (etwa $2^1/_2$—27 Längeneinheiten = 37—398 μ). Im übrigen finde ich eine Abhängigkeit zwischen der relativen Größe des beschatteten Fadenendes und der absoluten Länge des Gesamtfadens. Man vergleiche folgende Werte:

1. Fadenlänge 10 (Nienburg, S. 169. Diagramm Nr. 3). Relative Länge des beschatteten vorderen Fadenendes ca. 30—40 % des Gesamtfadens, im Mittel 30 %.
2. Fadenlänge 14 (S. 167 Nr. 2). Relative Länge wie vor, ca. 10—50 %, im Mittel 30 %.
3. Fadenlänge 15 (S. 165 Nr. 1). Relative Länge wie vor, ca. 20—30 %, im Mittel 25 %.
4. Fadenlänge 19 (S. 173 Nr. 5). Relative Länge wie vor, ca. 50—80 %, im Mittel 60 %.
5. Fadenlänge 25 (S. 175 Nr. 6). Relative Länge wie vor, ca. 70 % des Gesamtfadens (nur eine Bestimmung möglich).
6. Fadenlänge 27 (S. 171 Nr. 4). Relative Länge wie vor, ca. 30—60 %, im Mittel 50 %.
7. Fadenlänge 30 (S. 176 Nr. 7). Relative Länge wie vor, ca. 60—90 %, im Mittel 70 %.

Während den Fadenlängen von 10—15 absoluter Länge ein beschattetes Vorderende von 25—30 % entspricht, ist dieses bei

einem Gesamtfaden von 19—30 Länge 50—70% groß. Da nach meiner Erfahrung längere Fäden schon ungereizt einen langsameren Umkehrrhythmus zeigen, bin ich geneigt, obige für kürzere Fäden notierten geringeren relativen Beschattungslängen aus diesem Verhalten zu erklären. Die Tendenz zur Umkehr bezw. die vielleicht schon sowieso eingeleitete Phasenfolge, welche auf die Umkehr hinzielt, wird durch die Verdunkelung wahrscheinlich zu schnellerem Ablauf gebracht. Die Dinge verdienten im Anschluß an Harders Ergebnisse, welche nur für Verdunkelungen des ganzen Fadens gelten, eine erweiternde Untersuchung für das Verhalten beim Überkriechen einer Hell-Dunkelgrenze. Man dürfte daraus wohl auch bestimmteres über die eigenartigen Reizleitungsverhältnisse erwarten, worüber ich später einiges sagen möchte.

Kann man schon aus Nienburgs Reaktionen mit der Lichtfalle mutmaßen, daß die Verhältnisse hinsichtlich des erfolgreichen Reizortes gar nicht anders als bei den mitgeteilten chemotaktischen Versuchsergebnissen liegen, so wird dies zur Gewißheit, wenn man die übrigen von ihm angestellten Versuche durchsieht. Aus dem Erfolg der gleichzeitigen Beschattung beider Apikalenden (indes die Fadenmitte hell bleibt) schließt er, daß die Fadenspitzen zum mindesten nicht reizempfindlicher als die übrigen Fadenteile sein können. Nienburg stellt den Satz auf, daß der Lichtreiz um so stärker empfunden wird, je größer die Körperoberfläche ist, die von dem Reiz getroffen wird. Es ist interessant, daß dieser Forscher, obschon er unter dem Einfluß der Fechnerschen Hypothese von der Bedeutung der Apikalzelle steht, zu der Anschauung gelangt, die Oscillarie perzipiere den Lichtreiz mit der ganzen Fadenoberfläche in gleicher Weise. Ferner ist es für uns wichtig zu wissen, daß Nienburgs Erwartung, es müsse einerlei sein, ob man den Faden von vorn oder von hinten verdunkelt, sich nicht bestätigte. Verbleibt nämlich die Spitze im Hellen, während der größte Teil des Fadens fortlaufend von hinten beschattet wird, so ändert sich nichts an der Bewegungsrichtung (Nienburg, S. 181 bis 184). Nienburg vergleicht ferner (S. 177) die Reaktionszeit bei teilweiser mit derjenigen bei totaler Verdunkelung des Fadens. Im Mindestfalle ist sie bei totaler Verdunkelung 2,5 mal kürzer, im Höchstfalle bei 6 Fäden (24 Beobachtungen) sogar 9 mal, im Durchschnitt 4,8 mal kürzer als bei teilweiser Verdunkelung. Er hat es unterlassen, diese Verhältniszahlen mit der Flächengröße der jeweilig verdunkelten Fadenstücke in Beziehung zu setzen.

Dürfen wir dies hier nachholen, indem wir die zu vergleichenden Werte aus seinen Diagrammen 1—7 herauslesen, so finden wir, daß bei 7 Fäden (36 Beobachtungen) zwar einmal der Gesamtfaden 10mal, aber in anderen Fällen dieser oft nur 1,01—1,6mal größer als der verdunkelte Abschnitt ist und im Mittel aus 36 Beobachtungen die Verhältniszahl 2,4 ergibt. Hiernach wäre die Reaktionszeit (4,8 : 2,4) 2mal kürzer, als sie aus den Beschattungsgrößen der Fäden zu errechnen wäre, und Nienburgs Sätze von der überall gleichen Reizempfindlichkeit des Oscillarienkörpers und der Proportionalität von Reizempfindlichkeit und Größe der gereizten Oscillarienoberfläche sind aus den von Nienburg selber gelieferten Unterlagen anfechtbar.

Es erhellt dies noch deutlicher, wenn wir aus Nienburgs Diagramm Nr. 7 einige Zahlen zusammenstellen, die den Unterschied zwischen teilweiser, für die Umkehr erfolgreicher Verdunkelung mit völliger Dunkelheit stärker hervorkehren. Zunächst der erste Teil des Diagramms auf S. 176 und der mittlere Teil auf S. 178: Der Faden kriecht mit der vorwandernden Spitze ins Dunkelfeld, bis er umkehrt. Dies geschieht 3mal mit verschiedener Geschwindigkeit. Je langsamer der Faden sich bewegt, desto früher kehrt er um. Andererseits wächst die Länge der dabei verdunkelten Fadenstrecke mit der Geschwindigkeit an. Um eine — wenn auch nur rohe — Größe für die Quantität des Reizes zu haben, führe ich die „Dunkelmenge" ein. Die Dunkelmenge ist die Zahl für die insgesamt verdunkelte Oscillarienoberfläche vom Zeitpunkt des Überschreitens der Dunkelgrenze bis zum Augenblick der Umkehr.

Mittl. Geschwindigkeit für 1 Minute	Länge des verdunkelten Fadenabschnitts bis zur Umkehr	Reaktionszeit in Minuten	Dunkelmenge
1,47	28	19	289
1,37	23	$17^1/_8$	$236^1/_6$
1,27	17	$13^3/_4$	$128^3/_4$
Anders bei sofortiger Verdunkelung des ganzen Fadens (dasselbe Diagramm S. 178)			
2,00	30	2	60
0,50	30	2 (?)	60 (?, vielleicht < 60).

Obgleich hier die Geschwindigkeit die bedeutende Größe von z. B. 2,0 beträgt, also viel größer als obige 1,47 ist, vermittels deren der Faden 28 Längeneinheiten ins Dunkelfeld geschoben wird, ist die erforderliche Dunkelmenge nur 60 gegenüber 289 bei 1,47!

Die Nienburgschen Ergebnisse sind nur als die erste Etappe auf dem langen Wege noch auszuführender Versuche anzusehen. Für uns dürfte dies eine als erwiesen gelten, daß der Verdunkelungsreiz nur jeweils auf das vordere Ende einer wandernden *Oscillatoria Cortiana* wirksam, unwirksam dagegen auf das jeweils hintere Fadenende ist.

Abschnitt IV.

Der Durchtrennungsschnitt als Reiz.

Nach der Durchschneidung des Oscillarienfadens mit dem Rasiermesser setzen die entstandenen Teilstücke in allen Fällen die Bewegung in ursprünglicher Richtung, d. i. der Bewegungsrichtung des intakten Fadens, weiter fort. Es wurde schon früher hieraus geschlossen, daß auch der intakte Faden in allen Teilen sich in derselben Richtung bewegt. Ob nach einer gewissen Reaktionszeit der Trennungsschnitt auf spätere Phasen des Bewegungsverlaufes einwirkt, wurde bisher beiseite gelassen. In fast allen Schnittversuchen ist aber von mir darauf geachtet worden; und überdies habe ich eine Reihe eigens darauf abzielender Versuche angestellt, um das zunächst regellos erscheinende Verhalten in der Reaktion der beweglichen Teilstücke aufzuklären. Ich verfüge über 54 derartige Beobachtungen.

Da ist zunächst zu sagen, daß das Durchtrennen des Fadens mit dem Messer — schneller kurzer Schlag mit dem Rasiermesser auf die wandernde Oscillarie senkrecht zur Längserstreckung des Fadens; die Oscillarie kriecht über die Agargallerte dahin — offenbar nur eine schwache Reizung oder in vielen Fällen vielleicht gar kein Reiz ist. In 47,7 % der Versuche nämlich erfolgte nach dem Schnitt auch später nirgends eine Umkehr der Teilstücke. Die fortlaufende Beobachtung vom Zeitpunkt des Durchtrennens ab dauerte 4—15 Minuten. Dabei betrug die Länge des kürzesten Teilstücks gelegentlich sogar nur 1 mm, während das Maß des intakten Fadens von 3—9,5 mm abwechselte. Aus der Geschwindigkeit der Teilstücke, deren Maß bald demjenigen des intakten Fadens gleich war, bald eine Beschleunigung, bald Verlangsamung zeigte, lassen sich nicht ohne weiteres Reizbeantwortungen herausfinden, da ohnehin, wie früher wahrscheinlich gemacht werden konnte, schon innerhalb des intakten Fadens die Fadenzonen unterschiedlich wirksam sein können. Deren verschiedene Geschwindig-

keiten müssen nach der Zerstückelung um so deutlicher hervortreten.

Wo andererseits die Durchtrennung deutliche und eindeutige Reaktionen hervorruft — und dies ist in den verbleibenden 52,3 % der Versuche fast immer der Fall — kann nicht übersehen werden, *worin* die Reizung besteht. Am ehesten ist wohl dafür der kurze intensive Druck verantwortlich zu machen, den beim schnellen Durchschneiden des Fadens das Messer auf die Schnittstelle und deren Nachbarschaft ausübt. Druck zeitigt ja auch sonst wechselnde Reizerfolge, wie z. B. dann, wenn der Faden beim Kriechen mit seiner Spitze auf ein Hindernis stößt, und dürfte beim Schnitt eher in Frage kommen als der Reizkomplex, den man Verwundung nennt, oder die Erschütterung, von der ein Einfluß auf die Bewegungsrichtung nicht bekannt ist.

Wie man dies auch immer beurteilen mag, handelt es sich hier jedenfalls nicht um chemo-, noch weniger um phototaktische Reizung. Die Reizerfolge indes lassen sich leicht mit jenen Vorgängen vergleichen, wie nachfolgend gezeigt werden soll.

Entsprechend den beiden Enden A und B des intakten Fadens heißen die durch einen Trennungsschnitt entstandenen Teilstücke ebenso. Teilstück A ist das vor dem Schnitt vorwandernde Ende. Die Bewegungsreaktionen auf eine einzige Durchtrennung mit dem Rasiermesser sind am übersichtlichsten und wurden daher eingehend studiert. Es ergibt sich, daß die oben schon genannte Prozentzahl (52,3) 44,9 % Reizerfolge einschließt, das sind also 85,8 % der Reizerfolge überhaupt, wo es sich lediglich um eine Umkehr des Teilstückes B handelt. Hier behält Teilstück A unverwandt die vorher innegehabte Bewegungsrichtung bei. Während also im Sinne meiner früheren Ausführungen *unmittelbar* nach dem Schnitt beide Teilstücke in der Richtung des intakten Fadens hintereinander weiterkriechen, trennen sich nach einer gewissen Reaktionszeit ihre Wege, indem der Abstand zwischen den Teilstücken durch das Fortwandern in entgegengesetzter Wegrichtung immer größer wird ($\overleftarrow{B}$ $\overrightarrow{A}$). Bei der Unkontrollierbarkeit des eigentlichen Reizes und seiner quantitativen Einwirkung habe ich keinen Wert darauf gelegt, die Reaktionszeit zu bestimmen. Sie beträgt wahrscheinlich im günstigsten Falle $^1/_2$—1 Minute. Aber selbst nach ca. $3^1/_2$ Minuten habe ich Umkehr des Teilstücks B beobachtet, die ich auf Reizung durch den Messerschnitt zurückführe. Fadenlängen sowohl wie absolute und relative Länge der Teilstücke waren in diesen Ver-

suchen so verschieden als möglich gewählt worden. Die Fadenlänge wechselte von 2,8—8,1 mm, diejenige des Teilstückes A betrug etwa $^1/_4$—$^3/_4$ der Gesamtfadenlänge. In einem bestimmten Falle war z. B. der ganze Faden 6,4 mm, Teilstück A 1,6, B 4,8 mm lang; mithin betrug die relative Länge von A $^1/_4$ der Gesamtlänge. Ein Vergleich der Geschwindigkeiten vor und nach der Durchschneidung lehrt nichts Gesetzmäßiges. Während bei B stets verlangsamte Bewegung beobachtet wird und dies die Umkehr ankündigt, läßt sich in bezug auf Teilstück A eine veränderte Geschwindigkeit ebensowohl als Reizerfolg wie als Sondergeschwindigkeit der betreffenden, durch den Schnitt lediglich isolierten Fadenzone deuten.

Die verbleibenden 7,4 % Reizerfolge beziehen sich auf 4 Fälle, die eine besondere Besprechung notwendig machen. Zunächst 3 Fälle, wo nach dem Schnitt nur Teilstück A umkehrt. Hier entsteht das Bild, daß die beiden Teilstücke, diesmal erst, nachdem sie aneinander vorbeigegangen sind, den Wegabstand zwischen sich immer größer werden lassen ($\overrightarrow{B}$ $\overleftarrow{A}$).

1. Der intakte Faden ist 10,2 mm lang. Der Schnitt zertrennt ihn in ungleich lange Teilstücke A: 1,7 mm, B: 8,5 mm. Es scheint mir weniger beachtenswert, daß A nur $^1/_6$ des Gesamtfadens lang ist, als daß er selber das geringe absolute Maß von 1,7 mm Länge mißt.

2. Länge des intakten Fadens beträgt 4 mm. Diesmal ist B kürzer. A: 2,3 mm, B: 1,7 mm. A ist also etwa $^3/_5$, B $^2/_5$ der Gesamtlänge groß.

3. Länge des intakten Fadens beträgt 6 mm. Maße der Teilstücke: A 4 mm, B 2 mm lang. A kehrt erst nach ca. 4 Minuten nach dem Schnitt um.

In diesen drei Fällen muß der letzte als zweifelhafter Reizerfolg angesprochen werden, da die Umkehr nach ca. 4 Minuten ebenso gut ohne den vorausgegangenen Schnittreiz vor sich gegangen sein könnte. Die beiden anderen Fälle, also die einzigen unter 54 Beobachtungen, mögen durch mangelhafte Versuchstechnik genügend erklärt sein: Es ist anzunehmen, daß durch ungeschickten Messerschlag irgendwie der ganze Faden hier in Mitleidenschaft gezogen worden ist.

Noch ist ein weiterer Fall zu erwähnen, der die dritte Möglichkeit der Umkehrbewegungen zweier Teilstücke verkörpert: Es kehren beide Teilstücke nach dem Schnitt um ($\overleftarrow{B}$ $\overleftarrow{A}$).

4. Der 4 mm lange Faden wird durch den Schnitt in ungefähr gleich lange Teile zerlegt: A 2, B $2^1/_2$ mm Länge. Nach dem Schnitt kehren beide Teile um.

Auch dieser Versuch fällt aus dem Rahmen der Reizerfolge heraus, da die Umkehr offenbar vor der Durchtrennung bereits

eingeleitet gewesen ist, was aus dem Vergleich der Geschwindigkeiten vor und nach dem Schnitt geschlossen werden muß. Die Geschwindigkeit war nämlich zuvor auffallend gering und sank von 15 auf 13 Einheiten für die Minute, um nach dem Schnitt — nach der Umkehr — sofort mit 20 Einheiten zu erscheinen und zwischen 20—21 schwankend 16 Minuten hindurch auf dieser, offenbar normalen Geschwindigkeitshöhe zu bleiben.

Wie verhält sich der Oscillarienfaden bei einer entsprechend mehr Teilstücke erzeugenden, größeren Zahl von Trennungsschnitten? Aus technischen Gründen habe ich mehr als 3 Durchtrennungen (= 4 Teilstücke) bei einem Faden nicht angebracht; denn weitere Zerstückelungen sind wegen der Versuchsfehler nicht diskutabel. Ich beschränke mich darauf, als Belege für das offenbar überall gültige Verhalten einige Fälle anzuführen, bei denen der Faden nur 2 mal mit dem Rasiermesser durchtrennt wurde. Hierbei entstehen 3 Teilstücke, die, von dem vorwandernden Ende A aus gezählt, A, B und C heißen. Die Schnittfolge kann von A nach C oder von C nach A laufen. Wenn es auch so scheint, daß Umkehr der Teilstücke etwas häufiger eintritt, wenn die zuerst genannte Schnittfolge eingehalten wird, weshalb für andere Zwecke früher (Schmid, II, S. 621) die zweite bevorzugt wurde, so glaube ich doch auf eine, nur durch eine größere Zahl von Versuchen erreichbare, sichere Feststellung dieser Tatsache verzichten zu dürfen. Bei dem geringfügigen Häufigkeitsunterschied und der immerhin doch unübersichtlichen Versuchstechnik wäre hieraus doch nichts Ersprießliches für eine theoretische Beurteilung zu erwarten.

Der Erfolg des zweimaligen Durchschneidens eines Oscillarienfadens ist nun folgender:

1. Es können alle Teilstücke in der Richtung des Ganzfadens weiterwandern. Dies ist ein häufiger Fall.

2. Nach den Durchtrennungen kehren alle drei Teilstücke gleichmäßig um. Dies ist nur einmal beobachtet worden und läßt sich, wie der entsprechende Fall bei nur einer Durchschneidung früher so erklären, daß der vor dem Schnitt sich langsamer bewegende Faden (was tatsächlich festgestellt wurde) einer Umkehr zustrebte, die er dann nur in seinen Teilstücken vollziehen konnte. — Oder es geschehen:

3. ungleichmäßige Umkehrbewegungen der Teilstücke. Dabei werden alle Möglichkeiten erschöpft, außer, daß Teilstück A jemals die Umkehrbewegungen mitmacht. Es kann Stück B allein um-

kehren, während A und C in alter Richtung weiterwandern; dasselbe kann mit C geschehen, und A und B bleiben, wie früher berichtet; und schließlich kehren zwei Teilstücke um: B mit C. Bei den Versuchen wurde die relative wie absolute Größe der Stücklängen mannigfach abgewandelt. Sie haben auf das Ergebnis offenbar keinen Einfluß. Einige Beispiele:

B kehrt um:

1. Ganzfaden: 4,1 mm lang. A: 1,4, B: 1,4, C: 1,3 mm lang. Reaktionszeit 2 Minuten.

2. Ganzfaden: 5,0 mm lang. A: 0,6, B: 4,0, C: 0,4 mm lang. Reaktionszeit wie vor.

C kehrt um:

3. Ganzfaden: 3,5 mm lang. A: 0,5, B: 2,5, C: 0,5 mm lang. Reaktionszeit ca. 1/2 Minute.

4. Ganzfaden: 5,0 mm lang. A: 1,0, B: 2,5, C: 1,5 mm lang. Reaktionszeit 3/4 Minute.

B + C kehren um:

5. Ganzfaden: 5,6 mm lang. A: 1,0, B: 4,0, C: 0,6 mm lang. Reaktionszeit ca. 1/2 bezw. 3/4 Minute.

6. Ganzfaden: 6,0 mm lang. A: 1,5, B: 3,5, C: 1,0 mm lang. Ca. 1/2 Minute nach den Schnitten kehrt C, nach weiterer 1/2 Minute kehrt B um.

Das Ergebnis läßt ebenso wie bei den Versuchen mit nur einem Durchtrennungsschnitt keinerlei Zweifel für die Formulierung der hier vorliegenden Tatsache zu. Vielleicht wird die Sachlage noch klarer, wenn wir nicht mit intakten, sondern mit Fadenteilstücken ohne die beiden normalen Apikalenden oder mit nur einem Apex arbeiten, z. B. solchen, die soeben durch Schnitte entstanden sind. Gleichviel ob diese Teilstücke nach ihrer Entstehung eine Umkehrreaktion ausgeführt haben oder nicht, stets gilt der Satz, daß auf die Reizung durch den Messerschnitt niemals ein Bruchstück reagiert, dessen eines Ende vor dem Schnitt dem vorwandernden Ende des entstehenden Teilstückes angehört hat. Wo immer ein Richtungswechsel auftritt, betrifft er die jeweils vor dem Schnitt nachwandernden Fadenteile.

Dies läßt sich mit den in den vorigen Abschnitten bezüglich des photo- und chemotaktischen Verhaltens erzielten Ergebnissen in Parallele setzen. Bei den vorliegenden Versuchen ist der Reizort die im Entstehen begriffene oder bereits entstandene Schnittstelle, wobei der Schnitt selber als Reiz wirkt. Alsdann wird jedesmal zu gleicher Zeit das Hinterende des einen, wie das Vorderende des anderen Teilstückes von demselbsen Reizumstand betroffen.

Und zwar gilt dies für jeden beliebigen Abschnitt des Fadens, sofern nur immer eine Trennung durch Schnitt erfolgt. Bewegungsumkehr tritt — ganz analog dem chemo- und phototaktischen Verhalten — nur in demjenigen Teilstück ein, dessen Schnittort, d. h. Reizort, zugleich das vorwandernde Ende dieses betreffenden Teilstückes ist. Das ist der Grund, warum infolge des Durchtrennungsschnittes in fast keinem der Versuche jemals das Fadenende A des intakten Oscillarienfadens die Bewegungsrichtung umschaltete.

Abschnitt V.

Die Polarität des Oscillarienfadens.

1. Theoretische Betrachtungen.

Die Untersuchungen der vorhergehenden Abschnitte haben, so sehr sie auch noch der Vertiefung bedürfen, für alle in Frage kommenden Reize unzweifelhaft dargetan, daß der morphologisch unpolare Oscillarienfaden während der Bewegung ein polares Wesen ist. Die beiden Fadenenden können vermöge der im normalen Ablauf erfolgenden Umkehrbewegung beliebig Vorder- oder Hinterende sein. Doch nur, wenn ein Reiz das jeweilige Vorderende trifft, ist er wirksam. Schon Fechner (S. 320) konnte hierfür einige Belege liefern. Am „negativen Ende" mit repulsiv wirkenden Stoffen gereizte Fäden ließen, wie er mit anderen Worten ausdrückt, bei keinem Stoffe jemals eine positive Reaktion eintreten. Nienburg beobachtet dasselbe für den Verdunkelungsreiz. Die Erklärungen für dieses Verhalten gründen sich bei beiden Forschern auf die von Fechner aufgestellte Hypothese von der Apikalzelle als Bewegungsorgan. Sie weichen darin ab, daß nach Fechner der chemotaktische Reiz nur von den Fadenenden, der Lichtreiz nach Nienburg von der gesamten Oscillarienoberfläche perzipiert werde. Der chemische Reiz soll nur von der im Betrieb befindlichen, d. h. der jeweils vorderen oder positiven Apikalzelle empfangen werden. Der Reiz werde durch den Faden nach der negativen Apikalzelle geleitet; die Reaktion bestehe in der Erzeugung von Bewegungsschleim von seiten der negativen Apikalzelle unter gleichzeitigem Aufhören der Schleimlieferung durch den positiven Apex, so daß der Erfolg die Umkehr der Bewegungsrichtung sein müsse. Der Lichtreiz (der durch Beschattung hervorgerufene Reiz) hingegen soll über ein beleuchtetes Stück des Fadens nicht hinweg

geleitet werden können und zwar dann nicht, wenn der beleuchtete Fadenabschnitt zwischen Perzeptionsort und positivem Fadenende liegt. Andererseits sei die Reizleitung normal, wenn sie zwischen Perzeptionsort und negativem Fadenende über einen beleuchteten Abschnitt führt. Nienburgs Darlegung birgt also die allerdings nicht ausgesprochene Vorstellung, daß von einer beliebigen Perzeptionszone aus der Reiz nach beiden Apikalzellen hinwandere, am positiven Ende den Stillstand, am negativen die Auslösung der Schleimerzeugung bewirke. Wie wäre es dann denkbar, daß die Oscillarie bei Verdunkelung des hinteren (negativen) Endes unverwandt mit ungeminderter Geschwindigkeit beispielsweise 30 Minuten weiter wandert, anstatt, wie es nach obiger Darlegung sein müßte, infolge der Gegeneinanderwirkung der beiden Apikalzellen stillezustehen oder zum mindesten Störungen aufzuweisen? Eher könnte man einer anderen Vorstellung zustimmen, die annimmt, daß die Inbetriebsetzung der negativen Apikalzelle des Zusammenwirkens zweier Reize bedürfe, dem von der Perzeptionsstelle nach hinten ausgehenden unmittelbaren Reiz, vereint mit dem zuerst nach vorn und dann wieder zurückwandernden, aber auf dem Umwege über die positive Apikalzelle umgewandelten Reize. Da die Apikalzellen in korrelativem Verhältnis zueinander stehen und auch Nienburg offenbar dieser Meinung ist, ließe sich schließlich als eine hiervon abgeänderte Hypothese noch diese Auffassung vertreten: Zur Hemmung des Schleimflusses ist der primäre, vom Perzeptionsort hergeleitete Reiz erforderlich, zur Erzeugung des Schleimes der von der gehemmten Apikalzelle ins Leben gerufene sekundäre Reiz.

Auch bei Außerachtlassung der Nienburgschen Deutung bleiben die Verhältnisse verwickelt. Da wir nicht in der Lage sind, der theoretischen Grundlage (Fechners Theorie), auf welcher solche Erklärungsversuche aufgebaut wären, zuzustimmen, unterbleibt hier die weitere Kritik.

Vielmehr muß als Tatsache und Ergebnis aus den Darlegungen der vorangegangenen Seiten hervorgehoben werden, daß hinsichtlich des Perzeptionsortes kein Unterschied zwischen phototaktischen und chemotaktischen Reizen besteht. Der zur Umkehr führende chemische Reiz wird an allen Stellen des Oscillarienkörpers in gleichem Sinne wie der photische aufgenommen. Und dasselbe gilt offenbar von dem durch einen Trennungsschnitt bewirkten Reiz. Die zahlreichen Versuche mit den künstlich erzeugten Teilstücken zeigen dies ganz deutlich. Eine andere Sache ist es, ob hier nicht

überall bloß die Möglichkeit der Perzeption vorliegt, insofern, als wirkliche Perzeption immer nur an dem jeweiligen vorderen Ende eines ganzen oder zerstückelten Oscillarienfadens stattfindet. Hängt die Perzeption von der Koordination der Teile in einem beweglichen Fadenganzen ab, so mag dies ebenso von der Reizleitung oder der Reizreaktion gelten. Auch die Möglichkeit der Reizleitung und der Reizreaktion liegt für jedes Fadenstück vor. Welche Phase tatsächlich zeitweilig ausgeschaltet wird, darüber ließe sich bei dem augenblicklichen Stand unserer Kenntnisse gar nichts sagen. Andererseits aber, glaube ich, darf daran festgehalten werden, daß jeder zusammenhängende Fadenteil einer Oscillarie ein koordiniertes Bewegungs- und Reizsystem bildet, in dem eine umschaltbare Polarität für Bewegungs- und Reizablauf ausgeprägt ist. Das jeweilige vordere Ende eines Fadenteiles spielt dabei eine bevorzugte Rolle für den Reizablauf.

Tieferen Einblick in die Verhältnisse dürfen wir am meisten durch quantitative Lichtreizversuche erwarten. Es wäre die notwendige Länge des jeweils vorderen, zu verdunkelnden Fadenstückes zu ermitteln, ferner die Abhängigkeit dieser Länge von der Lichtintensität und -menge des Hell- und Dunkelfeldes. Die verschiedenen Abschnitte eines intakten Fadens wären quantitativ nach Intensität und Zeit verschieden stark zu reizen. Die Summation der Reize wäre zu behandeln und im besonderen die Summation bei allmählichem Überkriechen einer Helldunkelgrenze.

Daß die merkwürdigen polaren Erscheinungen der Oscillarien in der Organismenwelt einzig dastehen sollten, ist nicht anzunehmen. Die Oscillarien dürften aber bei ihrer verhältnismäßig ansehnlichen Größe und damit leichten Handhabung bei experimentellen Untersuchungen geeignet sein, auf die — allerdings meist erst noch aufzufindenden Verhältnisse — bei anderen Protisten Licht zu werfen. In der Tat ist es schwer, bei dem derzeitigen Stand der Kenntnisse zum Vergleich ähnliche Befunde zu kennzeichnen. Eigentlich kommen in diesem Zusammenhange nur die Arbeiten Buders und Metzners über die Bewegungen der Spirillen in betracht.

Buder arbeitete mit dem nur an einem Ende begeißelten *Thiospirillum jenense.* Dieser Organismus kann mit Leichtigkeit nach beiden Richtungen schwimmen, also sowohl mit vorn als mit hinten befindlicher Geißel. Die Zahl der in einem Präparat mit vorn und der mit hinten befindlicher Geißel schwimmenden Exemplare ist oft annähernd gleich. In einer Lichtfalle schwimmen

die Spirillen hin und her; die Dunkelgrenze zwingt sie jedesmal zur Umkehr. Da zeigt sich nun ein bemerkenswerter Unterschied gegenüber den Oscillarien. Es ließ sich beobachten, daß, wenn das Geißelende voranging, die Dunkelgrenze stets nur wenig, d. h. bis etwa zur Basis der Geißel, überschritten zu werden brauchte, um die Reaktion auszulösen, daß aber, wenn das geißellose Ende voranging, meist der ganze Bakterienkörper in den Schatten tauchte, ehe die Rückkehr einsetzte. Buder konnte ferner die Versuche abändern. Auch hierbei ergeben sich den Oscillarien gegenüber Unterschiede. So näherte er den Schattenrand der Spirille von hinten, führte ihn allmählich über den Körper hinweg oder bewegte den Schatten längere Zeit, einen größeren Teil des Körpers von hinten bedeckend, in der gleichen Geschwindigkeit mit. Hier befand sich das Geißelende vorn. Oder er verfolgte das Verhalten eines mit nachfolgender Geißel in den Schatten eindringenden Spirillums, indem er durch entsprechende Führung des Schattens, welcher nur bis $^3/_4$ des Körpers bedeckte, verhütete, daß das geißeltragende Ende selber in den Schatten gelangte. In beiden Fällen erfolgte keine Reaktion, andererseits diese sofort, wenn der Schatten über das Geißelende selbst glitt. Auch wenn der Schatten von hinten über das hintere Ende sich legte, ergab sich die Reaktion, doch muß in diesem Fall die Geißel hinten inseriert sein.

Die Lokalisation der Empfindlichkeit in der der Geißel zunächst gelegenen Partie des Spirillums, welche sich durch Schwefellosigkeit und durch größere Zuspitzung gegenüber dem anderen Pole auszeichnet, unbedenklich anzunehmen, lag gewiß nahe, wenn nicht doch, wie Buder selber hervorhebt, die Versuche hinsichtlich der Länge der empfindlichen Zone sehr verschieden ausgefallen wären. Während das eine Mal auf eine Länge von etwa 5 μ empfindlicher Zone geschlossen werden konnte, mußte im anderen Fall eine Länge von etwa 20 μ ($= ^1/_3$ der Körperlänge) angenommen werden. Dieses wechselnde Verhalten fiel Buder bei dem anschließend behandelten Chromatium noch mehr auf. Wenn auch bei der Mehrzahl der Beobachtungen sich der Vorgang ganz ähnlich wie bei *Thiospirillum* abspielte, reagierte doch ein kleiner Prozentsatz bereits, wenn der Schatten vom unbegeißelten Ende her das Chromatium nur zur Hälfte bedeckte. Wesentlich erscheint ferner die sichere Beobachtung, daß der Geißel selbst kein quantitativ nur irgendwie belangreiches Empfindungsvermögen zukommt; denn solange nicht der Schattenrand den Körper selbst berührte, geschah nichts.

Buder erwägt bereits „eine aus unbekannten Gründen besonders erschwerte oder unterbrochene Reizleitung“ im Falle des Ausbleibens der Reaktion, wenn der Körper mit seinem geißellosen Ende bis etwa zu $^2/_3$—$^3/_4$ in den Schatten eindringt und so durch den mitgeführten Schatten verhältnismäßig lange darin verweilt.

Leider kann die Abhandlung Metzners über die Reizbeantwortung der bipolar gegeißelten Spirillen (z. B. *Spirillum volutans* und *Sp. undula*) zu der uns hier beschäftigenden Frage keinen Aufschluß geben. Metzner tut die Selbständigkeit der beiden Geißeln, die dennoch als eng gekoppelte Systeme anzusehen sind, einwandfrei dar und macht augenscheinlich, daß der Angriffsort der Reize, die zur Umschaltung der Rotation führen, ebenfalls in der Nähe der Geißelbasis liegt.

Sucht man aus den Ergebnissen der beiden Forscher einiges für das Problem der Oscillarienbewegung zu gewinnen, so dürfte hervorzuheben sein, daß ganz offenbar die Körpergegend unter der Geißelbasis am stärksten, daß andere Teile des Spirillenleibes wenig, zum Teil gar nicht reizempfindlich sind. Wollen wir genauer sein, so wissen wir ganz entsprechend wie bei der Oscillarie nicht, welche Phase des Reizablaufs gehemmt ist, wenn das Spirillum oder Chromatium vom geißellosen Ende her beschattet wird. Eins aber ist hier klarer als bei den Oscillarien. Während die Oscillarien ihrer ganzen Länge nach, d. h. ihr gesamter Körper Bewegungsorgan ist, trifft dies bei den untersuchten Bakterien nur für einen begrenzten Abschnitt, nämlich die polare Geißel mit dem zugehörigen Basalstück, zu. Jeder Reiz, der die Geißel zum Reagieren bringen soll, muß nach dem Basalstück zum mindesten hingeleitet werden. Ich möchte jene basale Zone unter der Geißel ganz allgemein das Initium der Geißelbewegung nennen: Von hier gehen die Kontraktionen der Geißel aus. Mir erscheint der Fall bei *Thiospirillum* noch in anderer Weise lehrreich. Zeigt sich doch hier, daß die Bewegungs- bezw. Reizrichtung bei der schwimmenden Bakterie ganz gleichgültig für den Erfolg der Umkehrreaktion ist. Sie kehrt sowohl um, wenn der Reiz entgegen der Bewegungsrichtung, als auch, wenn er mit der Bewegungsrichtung gleichlautend angreift. Maßgeblich für den Reizerfolg ist nur, daß er an das Initium des Bewegungsorgans gelangt. So hat es der Experimentator in der Hand, auch Versuchsbedingungen zu schaffen, „unter denen eine Reaktion gerade zu dem umgekehrten Erfolg führt, als dem, der für den Organismus vorteilhaft ist“ (Buder).

Bei den Oscillarien muß nun in der Tat der Reiz, um eine Umkehr zu bewirken, immer entgegengesetzt der Bewegungsrichtung des Fadens, d. h. am jeweiligen vorderen Abschnitt angreifen. Wie wäre hier eine Analogie zu dem zunächst ganz anders erscheinenden Verhalten der Spirillen zu denken? Es müßte angenommen werden, daß bei den Oscillarien das Initium der Bewegung am Fadenende seinen Sitz hat und zwar abwechselnd immer an demjenigen, das gerade vorangeht. Daß eine solche Vorstellung nicht wieder auf die Fechnersche von der Erzeugung anisotrop quellenden Bewegungsschleimes durch die Apikalzelle hinauslaufen darf, ist selbstverständlich. Vielmehr möchte ich schon in diesem Zusammenhange vorwegnehmend eine andere zum Ausdruck bringen. Wie ich am Schlusse darlegen werde, vertrete ich auf Grund noch mitzuteilender Versuche und Beobachtungen die Auffassung, daß der Mechanismus der Oscillarienbewegung in einer Kontraktionsbewegung besteht. Kontraktionen wandern in schraubigen und zugleich wellenförmigen Umläufen von vorn nach hinten durch den Oscillarienkörper, sobald sich dieser fortbewegt. Ist das richtig, so ist der Oscillarienfaden einer kontraktilen Geißel nicht ganz unähnlich bezw. dem Bündel kontraktiler Geißeln etwa eines *Thiospirillum*. Das Initium der Bewegung kann leicht miteinander verglichen werden, es ist in beiden Fällen der Ausgangsort der Kontraktion. Von welcher Ausdehnung diese Initialzone in bezug auf eine wirksame Reizaufnahme ist, wissen wir noch nicht. Auch die Reizfortleitung, die, falls sie vorhanden ist, sowohl bei der Oscillarie als auch beim *Spirillum* in der Richtung vom Initium weg energischer als zu ihm hin erfolgen mag, läßt sich daraus erklären. Denn es steht nichts im Wege, anzunehmen, daß bei *Oscillatoria* Reize in Richtung der Kontraktionswellen und mit ihnen leichter als entgegengesetzt wandern.

Als Zusammenfassung aus vorstehenden Erörterungen möchte ich sagen: die Tatsachen der polaren Reizaufnahme bei chemotaktischen sowohl wie phototaktischen und Schnittreizen und zwar am jeweils vorderen Ende eines kriechenden Oscillarienfadens stehen nicht im Widerspruch zu der Hypothese von der kontraktilen Bewegungsart der Oscillarien. Vielmehr wird die Polarität der Reizaufnahme gerade durch die Vorstellung der während der Bewegung vom vorderen nach dem hinteren Fadenende verlaufenden Kontraktionen dem Verständnis näher gebracht, insofern als angenommen wird, daß stets eine Initialzone von bestimmter Ausdehnung gereizt werden muß, um längs des ganzen Kontraktionsverlaufs die Umkehr

zu bewirken. Die Initialzone liegt stets am Ende des Fadens. Es ist gleichgültig, ob dieser intakt ausgebildet ist oder ein künstliches Teilstück darstellt. Denn sofort, wenn der Trennungsschnitt geschehen ist, wird das entstandene neue Ende ganz von selbst, ohne Regulation, zum Initialort für die Kontraktionsbewegungen und somit zum Ort der Reizung.

2. Über polare Kontraktionen.

Über Kontraktionen des Oscillarienfadens werde ich in Abschnitt VI und VII berichten. Vorgreifend bringe ich hier einige Tatsachen, die sich am leichtesten an das Vorhergehende anschließen und die Richtung der Kontraktion betreffen. Es handelt sich diesmal um künstlich herbeigeführte Kontraktionen, die entstehen, wenn man ein Plasmolytikum an den Oscillarienfaden heranbringt. Diese Kontraktionen haben an sich nicht den Charakter von Reizerscheinungen; sie sind osmotisch bedingt und entsprechen der Plasmolyse.

Nachdem es mir aufgefallen war, daß die Kontraktion in der Längsrichtung, welche hier besonders betrachtet wird, nicht in der Weise erfolgt, daß der Faden, von der hypertonischen Lösung umschlossen, sich von dem einen Ende sowohl wie dem anderen gleichmäßig zusammenzieht, daß vielmehr eigentlich immer eine bestimmte Kontraktionsrichtung gegeben ist, beschloß ich, diese Erscheinung in bezug auf die Richtung der beweglichen Oscillarien zu studieren. Ich arbeitete vorwiegend mit einer 10proz. Rohrzuckerlösung, die jedesmal in einem Tropfen mittels einer Kapillarpipette herangebracht wurde. Zu diesem Zweck wurde ein möglichst langer Faden gewählt, und die Beobachtung geschah immer dann, wenn im Gesichtsfeld vor dem Versuch die beiden Fadenenden gleich weit über den Maßstab des Okularmikrometers hervorragten. Dabei konnte die durch die Bewegung der Oscillarien hervorgerufene fortwährende Verschiebung leicht mit berücksichtigt werden. Im günstigsten Falle war der Faden zufällig genau so lang wie der Maßstab. Dies ermöglichte alsdann die Kontraktion auch zahlenmäßig zu messen. Es wurde bei möglichst schwacher Vergrößerung beobachtet, weil dann die Handhabung am leichtesten war. Kondensor und Blende waren ausgeschaltet. Sofort nach dem vorsichtigen Hinzufügen des Lösungstropfens, welcher schnell den ganzen Faden umschloß, wurde das Augenmerk auf die Kon-

traktion gerichtet. Die Oscillarie befand sich dabei immer auf einem $1^1/_2$%igen Agarboden (ohne Zusatz), auf dem sie schon mehrere Stunden verweilt hatte.

Zuvor waren einige vergleichende Versuche mit Brunnenwasser anzustellen, um die mechanische Wirkung des Tropfens kennen zu lernen.

Kontrollversuche mit Brunnenwasser: Der Tropfen konnte vom vorwandernden wie vom nachwandernden Ende des Fadens die Oscillarie überziehen, er konnte seitlich angebracht werden, so daß der Faden nach beiden Seiten gleichmäßig beansprucht wurde. Es erfolgte 1. keine Kontraktion und 2. niemals ein mechanisches Zurückweichen des Fadens entgegengesetzter Bewegungsrichtung. Vielmehr brachte das Übergleiten des Tropfens von vorn unter 3 Fällen 2 mal eine Verschiebung des Fadens nach vorn, 1 mal keine Veränderung; das Übergleiten von hinten unter 4 Fällen 3 mal ebenfalls eine Verschiebung nach vorn, 1 mal keine Veränderung; das Herantreten des Tropfens von der Seite unter 3 Fällen 2 mal keine Veränderung und 1 mal wieder die Verschiebung nach vorn. Hierbei sind Verschiebungen kleinsten Augenmaßes mitgerechnet worden; und wenn auch wirklich auffällige mechanisch bedingte Verlagerungen des Fadens aufgezeichnet werden konnten, so mußten einige Male die organischen Bewegungen selbst mitgezählt werden, weil in der Beobachtung beide Bewegungsformen nicht immer auseinänderzuhalten sind. Möglich ist auch, daß gelegentlich Expansionen des Oscillarienkörpers stattfanden (vgl. Abschnitt VI).

In der Folge wurde der Tropfen stets von der Seite zugeführt, besonders deshalb, um die Versuchsflüssigkeit möglichst gleichzeitig nach beiden Apikalenden abfließen zu lassen.

a) Versuche mit Rohrzucker.

Der Rohrzucker war Saccharose puriss. (E. Merck, Darmstadt). Die Lösungen wurden vor den Versuchen jedesmal frisch bereitet. Die Kontraktionen erfolgen sehr energisch, so daß sie einem niemals entgehen können. Will man die Richtung, richtiger gesagt, die vorwiegende Richtung der Kontraktion beobachten, so muß man natürlich sofort oder, wenn möglich, gleichzeitig mit dem Aufsetzen des Lösungstropfens den Vorgang verfolgen. Es gibt nun hinsichtlich der Kontraktionsrichtung drei Typen: a) Der Faden verkürzt sich gleichmäßig der ganzen Länge nach, d. h. die beiden Fadenenden werden mit gleicher Geschwindigkeit nach der Mitte hin bewegt. b) Der Faden verkürzt sich vom vorwandernden Ende (A) her stärker und schneller als vom entgegengesetzten. c) Der Faden verkürzt sich umgekehrt vom nachwandernden Ende (B) her stärker und schneller. Diese Kontraktionen erfolgen — man darf wohl so sagen — momentan, gehen aber so schnell zurück, daß man bereits $^1/_2$ Minute nach Beginn des Versuchs die Expansion be-

merken kann. Die Richtung der Expansion ist naturgemäß derjenigen der Kontraktion entgegengesetzt, so daß durch die Beobachtung des Expansionsverlaufs die Feststellung der Kontraktionsrichtung bestätigt wird.

Ich will einige zahlenmäßige Beispiele, die gelegentlich besonders geeigneter Fadenlängen aufgeschrieben wurden, für das einseitige Überwiegen der Kontraktion vom Typus b) und c) mitteilen.

Zu b). Bewegung des Fadens →:

1. Faden 54 lang. Kontraktion links 2 rechts 4; Überwiegen 3,7 %,
2. „ 48 „ „ „ 1, „ 3; „ 4,1 %,
3. „ 49 „ „ „ 1/2, „ 4; „ 7,1 %,
4. „ 48 1/2 „ „ „ −1/2 [1]), „ 4.

Zu c). Bewegung des Fadens: wie oben.

5. Faden 42 lang. Kontraktion links 4, rechts 1; Überwiegen 7,1 %.

Was aus obigen Zahlen hervorgeht, daß nämlich das Überwiegen der Fadenverkürzung an jeweils einem Ende sehr verschieden ausfällt, zeigte sich im Laufe solcher Versuche immer wieder. Und es gibt einzelne Fälle, bei denen man im Zweifel sein mußte, ob nicht eine Kontraktion im Sinne gleichseitig starker Verkürzung vorläge. Diese sind dann meist zugunsten des Typus a) entschieden worden. Andererseits sind die Kontraktionen so energisch, daß durchweg die drei Typen scharf auseinander zu halten sind. Nachfolgende Versuche sollen eine Übersicht über die Häufigkeit der Kontraktionstypen geben. Sie wurden im Januar angestellt und zwar an verschiedenen Tagen mit jedesmal neu vom Blumentopf (meiner Kultur) auf den Agarboden übertragenem Material. Jeder Faden wurde nur zu einem Versuch gebraucht. Die Temperatur wechselte von 11 1/2—20°. Sie war für den Ausfall der Kontraktionsrichtung ohne Belang.

Ganze Fäden.

1. Reihe. 10 Versuche. Temperatur 17,5—19°. Typus a): 10, b): 80, c): 10 % der Kontraktionen.

2. Reihe. 7 Versuche. Temperatur 18—20°. Typus a): 0, b): 85,7, c): 14,3 % der Kontraktionen.

3. Reihe. 10 Versuche. Temperatur 11 1/2—14 1/2°. Typus a): 20, b): 80, c): 0 % der Kontraktionen.

Während die Zahl für die Typen a) und c) sehr wechselnd ausfällt, tritt das Überwiegen des Kontraktionstypus b) deutlich hervor. Es muß hierzu bemerkt werden, daß

1) Hier hat eine Expansion oder sonstwie eine Verschiebung in einer der Kontraktion entgegengesetzten Richtung stattgefunden.

die Bewegungsgeschwindigkeit der Oscillarien ganz ohne Einfluß auf den Erfolg der Kontraktionsrichtung zu sein scheint. Fäden mit äußerst geringfügiger Beweglichkeit konnten ebensogut zugunsten des Typus b) ausfallen, wie kräftig wandernde dem Typus a) oder c) zugewiesen werden mußten usw. Sehr wertvoll wäre es nun gewesen, zu erfahren, ob der zwar lebendige, aber völlig unbewegliche Oscillarienfaden diese einseitig polar überwiegende Kontraktion ebenso häufig zeigte, ob nicht alsdann der Typus a) vorherrschend sein würde. Leider konnte ich die hierfür notwendige Unbeweglichkeit nicht erzielen. Selbst bei den tiefsten Temperaturen über den Gefrierpunkt waren immer noch Spuren einer Vorwärtsbewegung zu bemerken. So war dies auch beim folgenden Versuch der Fall:

4. Reihe. 4 Versuche. Temperatur $2^1/_2$—3^0. Typus a): 0, b): 25, c): 50, unentschieden: 25 % der Kontraktionen.

Teilstücke.

Versuche mit Teilstücken ergaben nicht wesentlich andere Verhältnisse. Zunächst Versuche mit solchen, denen ein Apex belassen war.

5. Reihe. 13 Versuche. Temperatur 15—16^0. Typus a): 15,4, b): 61,5, c): 7,7, unentschieden: 15,4 % der Kontraktionen.

Hierbei wanderte bald der Apex, bald das apexlose Ende vor. Auch das ist ohne Bedeutung für den Ausfall der Kontraktionsrichtung.

6. Reihe: gibt 14 Versuche mit Teilstücken ohne Apex. Temperatur 16—20^0. Typus a): 21.4, b) 57,1, c): 21,4 % der Kontraktionen.

Eine Übersicht aller Versuche mit Rohrzucker ergibt 58 Kontraktionen, von denen 3 als unbestimmt auszuscheiden haben. Von den verbleibenden 55 entfallen auf Typus b) 39 Kontraktionen = 70,9 %, auf a) und c) je 8 Kontraktionen = je 14,5 %. Das bedeutet in Worten: Eine 10proz. Rohrzuckerlösung, welche als hypertonische Lösung Kontraktionen des Oscillarienfadens hervorruft, bewirkt in der überwiegenden Mehrzahl der Längskontraktionen schnellere und größere Verkürzung auf der Seite des jeweils vorwandernden Endes der Oscillarie. Da es wegen des allseitigen und gleichzeitigen Einwirkens der Zuckerlösung auf alle Teile des Oscillarienkörpers und unter der Annahme gleichzeitigen osmotischen Wasserentzuges aus allen Zellen nur natürlich ist, daß die allgemeine Verkürzung in der Längsrichtung sich meßbar an beiden Enden zeigen muß, verbleibt als Merkwürdigkeit die tatsächlich vorherrschende Richtung des Kontraktionsverlaufs. Wir dürfen sagen: in einer 10proz. Rohrzuckerlösung kontrahiert sich der Oscillarienfaden vorwiegend entgegengesetzt der Richtung, in welcher sich die wandernde Oscillarie vorwärtsbewegt. Bevor wir diese Tatsache auszuwerten haben, sollen Kontraktionsversuche mit anderen Lösungen mitgeteilt werden.

b) Versuche mit Schwefelsäure.

Es wurde 1 proz. Schwefelsäure verwendet. Diese wirkt tödlich (vgl. Mitteilungen im II. Abschnitt). Auf die Kontraktion folgt keine Expansion. Vielleicht läßt sich dies irgendwie in Einklang damit bringen, daß die Kontraktion zumeist nach dem Typus a) verläuft. Jedenfalls erfolgte keinerlei Kontraktion nach dem Typus b), wie dieser für 10 proz. Rohrzucker charakteristisch ist.

10 Versuche. Temperatur 17°. Typus a): 60, b): 0, c): 30, unentschieden: 10% der Kontraktionen.

c) Versuche mit anderen Lösungen.

1. Chlornatrium (puriss. Merck) in 1 proz. Lösung (Rohrzuckerwert 9,3%).

16 Versuche, z. T. bei 15°, z. T. bei 18° Temperatur, ergeben nach Typus a): 25%, b): 50%, c): 25% der Kontraktionen.

2. Kaliumnitrat (puriss. Merck) in 2 proz. Lösung (Rohrzuckerwert 10,4%).

10 Versuche bei 16—17° Temperatur ergeben nach Typus a): 30%, b): 40%, c): 30% der Kontraktionen.

3. Harnstoff (puriss. Merck) in 2 proz. Lösung (Rohrzuckerwert 11,4%).

10 Versuche bei 19° Temperatur ergeben nach Typus a): 10%, b): 50%, c): 40% der Kontraktionen.

Obige Stoffe wurden so gewählt, daß, wie ersichtlich, ihre osmotischen Werte etwa dem der 10 proz. Rohrzuckerlösung gleichkamen. Auch bei ihnen entgeht einem das Überwiegen des Kontraktionstypus b) nicht. Doch ist die Häufigkeitszahl nicht so groß wie beim Rohrzucker.

d) Kontraktion und phobische Reaktion.

Schon aus Fechners Darlegungen geht hervor, daß Kontraktion und negativ-chemotaktische Reizantwort offenbar nichts miteinander zu tun haben. Beim Harnstoff im besonderen konnte er phobische Reaktionen selbst bei den stärksten Lösungen nur in geringer Zahl feststellen. Bei einer Konzentration von 5 Mol (= ca. 30%) behielten noch 4 von 10 Fäden ihre Richtung bei. Schon bei 2,5 Mol (= 15%) blieben alle Fäden indifferent hinsichtlich der taktischen Reaktion bezw. zeigten geringe Krümmungen, obwohl sie, ebenso wie bei noch geringeren Konzentrationen, starke Kontraktionen ausführten (Fechner, S. 326). Auf die Fechner noch unbekannte Kontraktionsrichtung ist dabei nicht geachtet worden. Es war geboten, diese Erfahrungen weiter auszudehnen, besonders um das Verhältnis der Kontraktionsrichtung zu einer etwaigen phobischen Reaktion in 10 proz. Rohrzuckerlösung kennen zu lernen.

Ich habe 18 Versuche angestellt; die jedesmalige Beobachtung dehnte sich nach dem Hinzufügen des Lösungstropfens auf 11 bis 17 Minuten aus. Dabei erzielte ich 9mal eine Umkehrbewegung, 9mal nicht. Diese geschah 2—6$^1/_2$ Minuten, durchschnittlich 4,4 Minuten, nach Versuchsbeginn. Gleichzeitige 10 Versuche mit Brunnenwasser erzielten die Umkehr nur 1mal. 10% Rohrzucker ist also zum mindesten ein sehr schwacher phobischer Reiz. Ich glaube aber, die phobische Reaktion, wo sie erfolgt, weniger auf den Zucker selber, als auf die durch ihn hervorgerufene Kontraktion zurückführen zu dürfen. Danach läge chemotaktische Reizung nicht vor und andererseits wäre die energische Kontraktion, welche osmotisch mit 10proz. Rohrzucker bedingt wird, ein Reiz, der zwar die Umkehrbewegung auslösen kann, sie jedoch nicht allzu häufig bewirkt. Das steht im Einklang mit dem wechselnden Reizverhalten der *Oscillatoria Jenensis*, wenn sie auf dem normalen Wanderwege mit ihrer Spitze auf ein mechanisches Hindernis stößt. Hierbei ist es nämlich so, daß nur ganz gelegentlich ein von vorn in der Längsrichtung — entgegengesetzt der Bewegungsrichtung — des Fadens erfolgender Gegendruck Umkehrreaktionen verursacht (Schmid, II, S. 608). Im Falle der Rohrzuckereinwirkung ist ein gewisser Einfluß der Kontraktionsrichtung auf den Reaktionsausfall zu bemerken. Bei Typus a) (= Kontraktion von beiden Seiten) kommen auf 7 Beobachtungen 2 phobische Reaktionen, mithin 28,5%, bei Typus b) (= Kontraktion vorwiegend entgegengesetzt der Richtung des Fadens) auf 11 Beobachtungen 7 phobische Reaktionen oder 63,6%. Es spricht dies nicht gegen die eben ausgesprochene Vermutung. Kontraktion, zumal wenn sie entgegengesetzt der Bewegungsrichtung der Oscillarie verläuft, vermag also sehr wohl Umkehrreaktion auszulösen. Bei chemotaktischen Versuchen dürfte dies in Zukunft Berücksichtigung finden müssen. Allerdings kommen wohl nur besonders energische, wie z. B. die durch hochprozentige Rohrzuckerlösung hervorgerufene Kontraktionen in Frage.

e) Ergebnis.

Später wird gezeigt werden, daß die Kontraktion ein Reizgeschehen nicht ist. Sie beruht auf osmotischem Wasserentzug von seiten der beigebrachten Lösung. Rohrzucker, Chlornatrium, Kaliumnitrat und Harnstoff bewirken in ähnlicher Weise Kontraktion des Oscillarienfadens. Dabei müßte nun eigentlich vorausgesetzt werden, daß die Lösungen, welche im Versuch den Os-

cillarienkörper ringsum gleichmäßig umgeben, diesen von allen Seiten osmotisch angreifen, also sowohl von den abschließenden Membranen der beiden Endzellen aus, als auch von den Längswänden der hintereinander liegenden übrigen Zellen im Fadenverbande. Da jede Zelle mit dem Osmotikum unmittelbar, und zwar mit ihrer Längswandung, in Berührung steht, sollte man selbstverständlicherweise annehmen, alle Zellen des Oscillarienfadens würden ohne Unterschied zu gleicher Zeit kontrahiert. Es müßte dies zur sichtbaren Folge haben, daß der ganze Faden sich, außer in querer Richtung, gleichmäßig — scheinbar von beiden Enden aus — nach der Mitte zusammenzieht. Dies tritt in Wirklichkeit nicht ein. Nur 14,5 % unter 55 Versuchen mit Rohrzucker zeigten diese Kontraktionsform. Die übrigen 85,5 % offenbarten ein deutliches Überwiegen der Verkürzung an einem der beiden Fadenenden. Ähnliches gilt für die Versuche mit anderen Stoffen. Daraus dürfte hervorgehen, daß der Wasseraustausch bei der Kontraktion des Fadens zum mindesten vorwiegend in der Längsrichtung vor sich geht; ob sogar ausschließlich, läßt sich nicht sagen. Ein demgegenüber geringerer Austausch in der Querrichtung wäre natürlich nicht ausgeschlossen. Der Faden ist also in der Längserstreckung durchlässiger für den Wasserverkehr als in der Querrichtung, ein Ergebnis, welches mit den Befunden des nächsten Abschnittes im Einklang steht. Das Vorherrschen des Typus a) bei den Versuchen mit Schwefelsäure braucht dem nicht zu widersprechen.

War dies aus der vorwiegend einseitig polaren Verkürzung zu folgern, so bleibt noch die andere Tatsache zu erläutern, daß z. B. beim Rohrzucker die Verkürzung in 70,9 % der Fälle entgegengesetzt zur Bewegungsrichtung des wandernden Fadens schneller und auf eine größere Strecke vor sich geht, als umgekehrt (Typus b). Für eine eingehende Analyse des Kontraktionsvorganges liegen noch zu wenig Versuche vor, die außerdem mannigfach abzuändern wären. Vorläufig wissen wir nur, daß auch die Kontraktionsrichtung vom hinteren Ende her, also parallel mit der Bewegungsrichtung des Fadens, möglich und wahrscheinlich neben der anderen immer vorhanden ist. Es beweisen dies das Vorkommen des Typus a) und vor allem einige Versuche, bei denen an einem beweglichen, besonders langen Faden der Tropfen 10proz. Rohrzuckerlösung nur an das hintere Ende angesetzt wurde. Alsdann kontrahierte sich lediglich das hintere Ende. Andererseits kann die

stärkere Kontraktionsverkürzung am vorderen Ende nicht dadurch bedingt werden, daß vermittels der Wanderbewegung — welche möglicherweise während der Kontraktion infolge der Tätigkeit noch unkontrahierter Fadenteile nicht aufhört —, die Oscillarie der osmotischen Flüssigkeit entgegengeschoben wird. Der Unterschied zwischen der schnell erfolgenden Vorder- und Hinterverkürzung ist viel zu groß, als daß er die Weglänge der während der Zeit des Kontrahierens geschehenen Vorwärtsbewegung des Fadens sein könnte.

Wie steht es aber mit der Erklärung dieser Erscheinung? Gehen wir darauf zurück, daß die behandelte Kontraktion die Folge eines Wasserentzuges ist, was im VII. Abschnitt eingehend bewiesen werden wird, so stellt sich die fortlaufende Kontraktion vom Ende nach der Mitte bezw. dem anderen Ende des Fadens zu als eine Folge von nacheinander wasserfrei werdenden Zellen dar. Ist andererseits die in dieser Arbeit verschiedentlich (vgl. Abschnitt V 1, VI 3, VIII) vertretene Auffassung richtig, daß den Oscillarienkörper bereits normalerweise, nämlich solange er bewegungstätig ist, lebendige Kontraktionswellen von vorn nach hinten durchwandern, so ergäbe sich aus beiden Vorstellungen folgende Erklärung: Die polare Kontraktion in osmotisch wirkenden Lösungen ist ein rein physikalisch zu deutender Vorgang. In Richtung des fortschreitenden Wellenzuges der normalen lebendigen Kontraktionen muß notwendigerweise die osmotische Zusammenziehung schneller vorwärtseilen als umgekehrt. Der polare Kontraktionsunterschied muß hiernach also von der Geschwindigkeit der Oscillarienbewegung abhängig sein. Je schneller die Oscillarie sich fortbewegt, das heißt, insoweit dies von der Schnelligkeit der lebendigen Kontraktionswellen abhängt, desto größer muß in osmotischen Lösungen der Verkürzungsunterschied der jeweiligen Vorder- und Hinterenden sein. Also müßte z. B. die Reaktionsgeschwindigkeitsregel für die Temperatur (van t'Hoffsche Regel) sich in bezug auf das Maß dieses Unterschiedes auswirken. Eine experimentelle Untersuchung nach dieser Richtung ist bis jetzt noch nicht unternommen worden, wäre aber zur sicheren Klärung der Frage lohnend. Ehe wir also weitere Unterlagen haben, müssen wir darauf verzichten, hier irgendwie weiter theoretisch eindringen zu wollen.

3. Das Färbungsverhalten zu einigen Anilinfarbstoffen.

Hier möchte ich einige Erfahrungen einschalten, die sich auf die Fortleitung einiger Anilinfarbstoffe im Oscillarienfaden beziehen. Wird nämlich unter dem Deckglas eine Lösung von Methylenblau durchgesaugt, so beobachtet man, daß die Apikalzellen des lebenden Fadens sich sofort färben, während die übrigen Zellen noch zunächst ungefärbt bleiben. Wie der Apex verhalten sich auch die durch Zerschneiden entstandenen Endzellen. Bemerkenswert ist ferner, daß von den Endzellen — gleichviel, ob Apikal- oder künstliche Endzellen — die Blaufärbung allmählich nach der Mitte des Fadens weiterschreitet. Im einzelnen zeigen die Zellen dabei verschieden starke Farbtönung. Es gibt solche, sogar ganze Fadenzonen mit anfangs gar keiner Bläuung inmitten dunkelblauer Fadenabschnitte. Doch das zentripetale Fortschreiten bleibt unverkennbar. Brand (II) hatte dies bereits beiläufig beobachtet und in einer kurzen Bemerkung folgendermaßen mitgeteilt: „Bei lebenden Oscillariaceen beginnt z. B. die Färbung[1]) an den Bruchenden sowohl als an den pathologisch veränderten Spitzenzellen[2]) und schreitet von da aus nach rückwärts fort. Wir ersehen daraus, daß die Querwände dieser Algen für Farbstoffe durchgängiger sind als die Längswände, und die weitere Beobachtung, daß die Färbung nicht immer gleichmäßig fortschreitet, sondern einzelne interkalare Zellen oft weniger beeinflußt werden, bestätigt die auch bei anderen Gelegenheiten bemerkliche individuelle Verschiedenheit der einzelnen Glieder."

Als Analogon zu den Reizfortleitungsvorgängen schien mir das Verhalten zum Methylenblau auf die Reizleitung selber einiges Licht zu werfen, weshalb ich noch andere Anilinfarbstoffe herangezogen und mich insoweit mit der Frage beschäftigt habe, als mir zu einer Orientierung dienlich schien.

a) Versuche.

Nachfolgende Versuche wurden im Winter (Januar) bei Zimmertemperatur (18—20°) und gewöhnlichem Tageslicht eines Nordfensters angestellt. Außer Fuchsin (Merck, Darmstadt) stammten die Farbstoffe aus der Fabrik von Dr. Grübler & Co. in Leipzig. Ich verteile die Farbstoffe nach ihrem Verhalten in vier Gruppen.

1) Gemeint ist Färbung mit Methylenblau und Methylviolett.

2) Brand hält die Apikalzellen für pathologisch veränderte Zellen.

1. Gruppe.

Methylenblau. Wie schon gesagt, läßt Methylenblau das zentripetale Fortschreiten der Farbstoffspeicherung gut erkennen. Hier läßt sich nun auch ein Unterschied zwischen Längs- und Quermembran im Oscillarienfaden wirklich erweisen. Bei wenig Zufluß des Farbstoffes wird nämlich die Quermembran künstlich zerstörter, inhaltsleerer Zellen intensiv gebläut, dagegen die Längsmembran nicht oder nur gering.

Ich behandelte ein Objektträgerpräparat mit einem Tropfen Chloroform und fügte erst nach 5 Minuten Einwirkung Methylenblau hinzu. Das Verhalten war wie bei lebenden Fäden. Nichts anderes ergab sich, wenn die Oscillarie vorher mit kochendem Wasser getötet worden war. Ferner ließ ich eine Anzahl Fäden in einer mit Chloroformdampf gesättigten Atmosphäre eintrocknen und 24 Stunden darin verweilen. Sie gelangten darauf in Wasser — waren jetzt rosa gefärbt, also tot — und erfuhren dann die Anfärbung mit Methylenblau. Spitzenzellen bezw. Apikalenden und die Grenzzellen der künstlich abgebrochenen Fadenenden bezw. Wundenden färbten sich wieder zuerst. Das Leben der Zelle hat also an diesem differenten Färbungsverhalten keinen Anteil, eine Tatsache, die sich Pfeffers (I, S. 282) allgemeiner Feststellung unterordnet, daß es zur Aufnahme der speicherungsfähigen Farbstoffe nicht der Lebenstätigkeit und Lebensfähigkeit des Protoplasmas bedarf.

Methylgrün. Verhält sich ähnlich, färbt zuerst deutlich Apikal- und künstliche Endzellen, jedoch nicht so dunkel wie bei Methylenblau. Andererseits wird sehr bald der Faden in seiner ganzen Länge gefärbt. Der Schleim wird intensiv gefärbt, die Membran jedoch nur schwach oder gar nicht, und hierbei scheint es mir so, als hätten die Querwände eine stärkere Tönung als die Längswände aufzuweisen.

Fuchsin. Beide Arten Endzellen zuerst gefärbt, aber gleich darauf färben sich auch die anderen Farbenteile rot. Die Färbung der Zellen ist verschieden intensiv. Es gibt solche, die fast gar nicht den Farbstoff angenommen haben, zwischen normal gefärbten. Beide Zellwände haben, während der Zellinhalt tiefrot aussieht, nur eine schwach rosa Tönung. Unterschiede zwischen Längs- und Quermembran bemerkte ich hier nicht.

Jodgrün. Schließt sich dem Fuchsin an: Die voreilende Färbung der Apikal- und Wundenden ist wenig ausgeprägt, da

sehr bald die anderen Zellen, welche im Fadeninnern liegen, sich färben und zwar diese mit unregelmäßiger Stärke. Die Membranen speichern den Farbstoff nicht.

Die erste Gruppe ergibt also übereinstimmendes Verhalten der normalen Apikal- und der künstlich geschaffenen Endzellen. Für nachfolgende drei Anilinfarben trifft dies nicht zu.

2. Gruppe.

Eosin (gelblich): Die Rotfärbung schreitet bei längerer Einwirkung des Eosins zentripetal vom Wundende fort. Während anfangs nur eine Zelle gefärbt ist, sind nach einer Viertelstunde etwa 5—10 Zellen des Fadenendes gerötet. Die Anfärbung dauert sehr lange im Vergleich zu Färbungen mit anderen Anilinfarbstoffen. Auch innerhalb des Fadens treten gefärbte Zonen auf und zwar im Anschluß an Nekriden. Zu gleicher Zeit bleibt die natürliche Apikalzelle ungefärbt. — Die Membranen färben sich rosa; zwischen Längs- und Quermembran gibt es keinen Unterschied.

Helianthin, welches die Membranen gar nicht oder nur ganz blaß anfärbt, färbt die künstlich erzeugten Endzellen intensiv, aber nicht die natürlichen Apikalzellen. Diese bleiben hellgrün. Die Färbung schreitet im übrigen gegen die Fadenmitte zu.

Erythrosin nimmt eine Sonderstellung ein. Es färbt schnell und intensiv die Membranen; besonders ist dies an zerdrückten, inhaltsleeren Zellen zu sehen. Der Inhalt der intakten Zellen wird nicht gefärbt, außer bei den künstlichen Endzellen. Auch die Apikalzellen bleiben vom Farbstoff unberührt. Daß der Inhalt der normalerweise nicht färbbaren Zellen einer Färbung zugänglich ist, beweist der Umstand, daß in zerdrückten Zellen die Inhaltsstoffe sehr leicht das Erythrosin annehmen. Auch durch kochendes Wasser abgetötete Oscillarienfäden verhalten sich nicht anders. Sie bleiben in Erythrosin ungefärbt bis auf die künstlichen Endzellen, welche prächtig rot werden. Erst eine viertelstündliche Vorbehandlung mit Alkohol, welche irgendeine Veränderung der Zellperipherie hervorrufen mag, bringt eine schnelle Allgemeinfärbung des Fadens zuwege, also auch der natürlichen Apikalzellen, wobei nicht bestimmt werden kann, ob eine Bevorzugung der Fadenenden stattfindet.

Die Versuche mit Eosin und Helianthin zeigen eine verminderte Durchlässigkeit parallel zur Richtung der Querwände des Oscillarienfadens, gleichwie dies die Versuche mit Methylenblau, Methylgrün,

Fuchsin und Jodgrün mehr oder weniger gut dartun. Die Aufnahme der Farbstoffe geschieht vorzugsweise oder ausschließlich in einer Richtung, die senkrecht zu den Querwänden steht. Die künstliche Endzelle hat, wie alle gewöhnlichen Fadenzellen, ein vorzügliches Speichervermögen für obige Anilinfarben, die Apikalzelle dagegen speichert Eosin und Helianthin nicht. Sie speichert auch Erythrosin nicht. Das Sonderverhalten des Erythrosins scheint mir darin zu liegen, daß dieser Farbstoff normal von einer Fadenzelle, z. B. der künstlichen Endzelle, aufgenommen, und zwar ebenfalls in senkrechter Richtung zu den Querwänden, und ferner gespeichert wird, daß aber eine tingierte Zelle weiteres Erythrosin weder durchläßt noch aufnimmt. Dies mag darauf beruhen, daß eine mit Erythrosin voll gespeicherte Oscillarienzelle infolge Veränderung der Zelleigenschaften wie ein Filter wirkt; oder es tritt eine Sättigung der Oscillarienzelle ein, weil die adsorptive bezw. chemische Bindung des Farbstoffs in der Zelle möglicherweise nicht umkehrbar ist und so ein Abfluß nach den farbstoffleeren Zellen des Fadens nicht stattfinden kann.

Vollends gar nicht wird aufgenommen als einziger Vertreter der

3. Gruppe

Congorot. In alkoholischer Lösung dargeboten: Es färbt nur die Membranen und zwar intensiv und täuscht bei schwacher Vergrößerung Färbung der künstlichen Endzelle vor. Jedoch ist die Endzelle nur soweit gefärbt, wie der anhangende Membranrest der zerstörten Nachbarzellen überragt. Es gibt keinen Unterschied zwischen Quer- und Längsmembran in der Färbbarkeit. Selbst nach 4 Stunden Verweilen in der Farblösung zeigt sich keine Tinktion des Zellinhaltes, in keiner Zelle.

Es folgen Anilinfarben, welche den Zellinhalt gut färben, für die aber die Durchlässigkeitsrichtung belanglos ist bezw. nicht festgestellt werden kann.

4. Gruppe.

Neutralrot tingiert die Zellmembran intensiv und zwar unterschiedlich die Querwände stärker als die Längswände und färbt sofort den ganzen Faden, ohne daß eine Färbungsrichtung erkennbar wäre. Hier gibt es also keine unterschiedliche Spitzenzellenfärbung.

Methylviolett (6 B) dringt prächtig gleichmäßig und zwar überall augenblicklich ein. Auch die Membranen werden gefärbt.

Ein Unterschied zwischen Quer- und Längsmembran ist nicht zu sehen. (Nach Brand, II, verhält sich Methylviolett allerdings wie Methylenblau. Wahrscheinlich hat er einen anderen Farbstoff verwendet.)

Nilblau ergibt eine schnelle und intensive gleichmäßige Allgemeinfärbung des Fadens. Die Quermembranen werden stark, die Längsmembranen schwach gefärbt.

Safranin. Auch bei starkem Durchstrom des Farbstoffs tritt nur eine schwache, aber allgemeine Färbung der Zellen ein. Die Zellmembranen werden so gut wie nicht gefärbt.

Bismarckbraun färbt den Faden schnell, wobei sich gleichfalls ein Unterschied gegen die künstliche Endzelle nicht zeigt. Indes ist die natürliche Apikalzelle durchweg ungefärbt. Die Membranen bleiben farblos oder färben sich nur blaß an.

b) Erörterungen.

Die Versuche bedürfen einer eingehenden Besprechung. Sie beziehen sich zunächst auf das Färbungsverhalten der Zellmembran. Von den obigen Farbstoffen färben 4 nicht oder so gut wie gar nicht, die übrigen 9 färben gut. Unter den färbenden Stoffen unterscheiden wir solche, welche Quer- und Längsmembranen gleichmäßig tingieren, und diejenigen, welche unterschiedlich die Querwand stärker als die Längswand anfärben. Diese Färbungen wurden sämtlich an leeren Zellen beobachtet, deren Inhalt infolge des Anschneidens mit dem Rasiermesser soeben entwichen war. Geordnet verteilen sich die Farbstoffe wie folgt:

Membranen nicht oder kaum gefärbt: Jodgrün, Safranin, Bismarckbraun, Helianthin*;

Membranen einheitlich gefärbt: Fuchsin*, Eosin*, Erythrosin*, Congorot*, Methylviolett;

Membranen unterschiedlich gefärbt: Methylenblau, Methylgrün, Neutralrot, Nilblau.

Bezüglich des Congorots muß ich bemerken, daß Klebs in einer hinterlassenen Arbeit (S. 8ff.) für die Zellhäute gewisser Farnprothallien die bemerkenswerte Tatsache veröffentlicht hat, daß die Membran lebender Zellen diesen Farbstoff nicht aufnimmt. Wenn in meinen Versuchen bei soeben mechanisch zerstörten Zellen die Membran (welche im Klebschen Sinne lebendig ist) durch Congorot tingiert wird, so mag das auf der alkoholischen Lösung dieses Farbstoffs beruhen; denn nach Klebs (S. 10) hat auch bei Farn-

prothallien die Vorbehandlung mit Alkohol fördernde Wirkung auf die Congorotfärbung.

Es ist gewiß kein Zufall, daß die different färbenden Membranfarben sämtlich zu den basischen Farbstoffen zählen, während die einheitlich färbenden durchweg sauer sind (die sauren Farbstoffe sind oben mit einem * versehen). Mit dieser Tatsache ist aber keine Erklärung gegeben. Vielmehr scheint ein verschiedener mechanischer Filterwiderstand der beiden Membranen ausschlaggebend zu sein. Hinsichtlich der Teilchengröße der mehr oder weniger kolloidal gelösten Farbstoffe ist nämlich aus den von Ruhland (II, S. 403ff.) für die Diffusionsgeschwindigkeit in Gelen aufgestellten Tabellen zu entnehmen, daß meine different färbenden Stoffe zu denjenigen mit großer Diffusionsmöglichkeit, d. h. kleiner Teilchengröße, gehören. Ich bin geneigt, hieraus einiges auf die molekulare Membranporosität zu schließen. Nimmt man in der Membran kleinste (molekulare) Poren an, die bei beiden Membranen — Längs- und Querwänden — die gleichen Öffnungsweiten haben, die andererseits in bezug auf die kolloidalen Teilchen der Farbstoffe nur wenig bedeutender als die Teilchen der sauren, dagegen viel größer als diejenigen der basischen Anilinfarben sind, so scheint eine Erklärung für das verschiedene Speicherungsvermögen der Längs- und Quermembranen für ein und denselben Farbstoff gegeben. Nur müßte dieser Erklärung noch die Annahme eines für die beiden Membranen verschiedenen Porenvolumens eingefügt werden. Die Querwandung besitzt hiernach ein relativ größeres Porenvolumen als die Längswand. Bei Anwendung der mit großen Teilchen begabten sauren Farbstoffe werden beide Membranen, gleichviel, was diese auch für ein Porenvolumen besitzen, schnell verstopft, viel früher, als der gesamte Porenraum erfüllt ist, d. h. die beiden Membranen zeigen keinen quantitativ sichtbaren Unterschied in der Gefärbtheit. Anders die basischen Anilinfarben. Die kleinere Teilchengröße macht es ihnen möglich, den ganzen verfügbaren Porenraum der Membran zu erfüllen; und erst wenn dies geschehen, ist die Membran verstopft. Die Membran mit dem relativ größeren Porenvolumen, also die Querwand, muß infolgedessen — und zwar auch schon vor der endgültigen Verstopfung — intensiver gefärbt erscheinen als die Längswand.

Vorstehende Hypothese soll andere Erklärungsversuche nicht abweisen. Sie schließt u. a. den Gedanken nicht aus, es möchte das Protoplasma an der verschieden starken Diffusion in Längs-

und Querrichtung des Oscillarienfadens einen bewirkenden Anteil haben. Ich nehme sogar an, daß das Plasma eine Rolle mitspielt; darüber einiges auf den nächsten Seiten. Hier sei zunächst hervorgehoben, daß das Plasma an sich, außer dem Congorot, alle Anilinfarben annimmt. Das steht im Einklang mit den Untersuchungen von Pfeffer (I), Ruhland (I), Küster und Klebs bei anderen Pflanzen. Ein bemerkenswerter Unterschied ergibt sich allerdings in bezug auf Eosin, Erythrosin und Fuchsin. Deren Aufnahme in die Zelle wird nämlich bei den Versuchspflanzen genannter Forscher, z. B. bei *Spirogyra, Lemna, Trianea* usw. versagt, wenn die Objekte einfach in die Farblösung eingelegt werden, und erst dann ermöglicht (Küster), wenn die Saugkraft der Transpiration befördernd mitwirkt. Andererseits sind Eosin und Erythrosin entsprechend ihren größten Kolloidteilchen in Lösung auch bei der Oscillarie am wenigsten diffusibel.

Beachtenswert bleibt das Verhalten des Eosins, Erythrosins und Helianthins zur natürlichen Apikalzelle. Sie bleibt untingiert. Vermutlich beruht das nicht auf der Undurchlässigkeit der Membran, sondern eher auf dem Vorhandensein farbreduzierender oder dem Mangel speichernder Stoffe in der Apikalzelle. Über diese Verhältnisse habe ich nichts weiter ermittelt.

Wir haben uns mit der Längsdiffusion der Anilinfarben im Oscillarienfaden zu beschäftigen. Unter den untersuchten 12 permeablen Stoffen gibt es 5 Anilinfarben, welche eine nach Längs- und Querrichtung des Fadens quantitativ nicht verschiedene Permeabilität zeigen, und 5 andere, denen sich als 6. Erythrosin anschließen dürfte, welche deutlich in der Längsrichtung des Fadens schneller permeieren. Es mag dahingestellt bleiben, ob es einen grundsätzlichen Unterschied zwischen beiden Stoffgruppen gibt; ob nicht auch für die ersten 6 Farben eine — schwerer zu beobachtende — bevorzugte Permeabilität in der Längsrichtung des Oscillarienfadens besteht. Auf jeden Fall ist ein Unterschied zwischen den beiden Stoffgruppen vorhanden. Er läßt sich einstweilen nicht erklären. Mit dem Färbungsvermögen der Längs- und Quermembranen geht er nicht parallel. Auch sind lipoidlösliche und lipoidunlösliche, ebenso wie basische und saure Farbstoffe auf beide Gruppen verteilt.

Zunächst ist zwar nicht einzusehen, warum das Plasma an der Längsmembran anders als an der Quermembran reagieren sollte; daß die Lebenstätigkeit an der Erscheinung der verschiedenen

Farbstoffdiffusion unbeteiligt ist, wurde ja auch experimentell (vgl. Methylenblau) gezeigt. Doch ist es andererseits auch nicht ausgemacht, ob nicht das Plasma vermöge einer bestimmten Struktur in der Längsrichtung besser Stoffe transportiert als quer. Finden doch auch die mit dem Stoffwechsel verknüpften Zellteilungen in bestimmter Richtung, d. h. nur in der Längsrichtung statt, und die von mir im Abschnitt VI dargelegten, die Fortbewegung des Oscillarienfadens bewerkstelligenden Kontraktionen erfolgen längs.

Es bleibt die Tatsache merkwürdig genug, daß gewisse Anilinfarben in der Längsrichtung des Oscillarienfadens, in welcher eine große Anzahl von Membranen und Plasmamassen zu überwinden sind, sichtlich schneller diffundieren als in der Querrichtung, wo nur eine Membran und eine Plasmahaut im Wege stehen. Ohne Zweifel würde sich die Zahl der Stoffe, für welche diese differente Diffusion gilt, sehr erweitern lassen; es wäre die Angelegenheit wohl einer besonderen Untersuchung wert. Sie gilt z. B. auch für Alkohol. Alkohol tötet zunächst die Fadenspitze ab, diese verfärbt sich zuerst violett.

Einige Beobachtungen verdienen hier eingefügt zu werden, die sich aus der bevorzugten Längsleitung der Stoffe erklären lassen. Auf meinen Agarplatten traten zuweilen nicht näher bestimmte Amöben auf, die sich außer von einzelligen Grünalgen gern von dem Zellinhalt meiner braunen *Oscillatoria Jenensis* nährten. Sie wurden offenbar von der Oscillarie chemotaktisch angezogen und befielen die lebenden Zellen, indem sie mit sehr dünnen, fadenförmigen, äußerst spitzen Pseudopodien die Membranen durchdrangen, um sich auf diese Weise mit dem braunen Zellinhalt der Oscillarien zu beladen. Sie sammelten sich nun niemals an der Längsseite des Fadens an, die ihnen eine größere Angriffsfläche geboten hätte, sondern nur an den Querwänden, welche durch den künstlichen Querschnitt des Fadens bloßgelegt waren. Hier war wahrscheinlich die Membran am leichtesten zu durchdringen, vielleicht aber — und dies ist sicher auch anzunehmen — geschah hier eine Exosmose gewisser chemotaktisch wirkender Stoffe, welche durch die Längsmembran nicht erfolgte. Die Pseudopodien faßten niemals die Längsmembran auch etwa nur der letzten künstlichen Endzelle an. An der Querwand der letzten Zelle wurde außerdem zugleich der schwächste physiologische Widerstand von seiten der Oscillarie geboten; denn *O. Jenensis* stirbt von selber von den künstlichen Enden her zentripetal ab, wenn sie auf einem Substrat ge-

halten wird, welches sie nicht ernähren kann. Der von mir ohne Nährsalze verwendete Agar schädigt die Oscillarie auf die Dauer, natürlich auch die intakte Oscillarie. Nur so läßt sich die eben angeführte Exosmose verstehen. Die Schädigung erfolgt quantitativ in der Längsrichtung stärker als in der Querrichtung. Hierfür sprechen folgende Erfahrungen: Auch Brunnenwasser wirkt giftig auf *O. Jenensis*. Sie geht darin zugrunde. Dabei zeigt sich aber die bemerkenswerte Tatsache, daß Fadenteile ohne natürliche Apikalzellen bedeutend schneller absterben. In einem bestimmten Falle lagen in demselben Wassertropfen ohne Deckglas auf dem Objektträger 21 frisch bereitete Bruchstücke von meiner Oscillarie neben zwei ganzen Fäden aus der gleichen Kultur. Intakte Fäden und Bruchstücke waren etwa gleich lang. Nach 24stündigem Aufenthalt in der feuchten Kammer waren 20 Bruchstücke grün verfärbt, mithin tot oder im Absterben begriffen, ein Bruchstück war gesund braun, ebenso waren es die beiden intakten Fäden. Nach 4 Tagen lebte kein Bruchstück mehr, nach 6 Tagen sind auch die Ganzfäden tot. Hier anzunehmen, daß die Verletzung als solche den Absterbeprozeß herbeigeführt hat, widerspricht allen Erfahrungen, die man sonst, etwa auch bei Algen, gemacht hat.

Von hier aus dürfte nun einiges Licht auf die Bedeutung der Apikalzelle fallen. Die Gegenwart der Apikalzelle verhindert oder erschwert das Eindringen gewisser schädlicher Stoffe, welche sowieso der Längsseite des Fadens schwer beikommen können, offenbar auch von der Fadenspitze her, von wo aus sonst vermöge der größeren Längsdurchlässigkeit der Zellen die Stoffleitung leicht wäre. Die Richtigkeit dieser Erwägungen vorausgesetzt, möchte man geneigt sein, der Apikalzelle und vielleicht noch den anschließenden 2—3 Zellen einen lebenden Inhalt nicht zuzusprechen. Es paßt zu dieser Auffassung, daß der Apikalzelle die Braunfärbung fehlt, welche sonst *O. Jenensis* eigen ist. Das Apikalende sieht schmutzig grünlich aus, eine Färbung, die bei normalen Fadenzellen ein Zeichen des Todes ist. Es fehlen hier das wasserlösliche Phykocyan und Phykoerythrin (Boresch). Diese Farbstoffe, die früher auch in den Endzellen vorhanden gewesen sein mögen, sind infolge Absterbens des Plasmas aus dem Apikalende hinausdiffundiert. Auch sind die Apikalzellen teilungsunfähig, sowohl die äußerste eigentliche Endzelle wie die benachbarten 2—3 Zellen, im Gegensatz zu den hervorragend teilungslustigen interkalar gelegenen Zellen des Fadens. Die Auffassung

der Apikalenden als toter Gebilde würde auch mit der von Brand übereinstimmen, welcher diese Zellen als „atrophiert“ bezeichnet und sie als Homologe zu den haarartig zugespitzten Fadenenden der Trichophoreen stellt. Ich muß andererseits bemerken, daß hiermit ein anderer Befund von mir (Schmid, II, S. 582) nicht im Einklang steht, wonach die Membran der Apikalzelle ebenso wie bei gewöhnlichen Fadenzellen von Schleimporen durchzogen wird. Sollten hier die Poren verstopft sein?

Von unseren Versuchen abgesehen, haben wir an der Hand anderer Tatsachen zu prüfen, welche morphologischen Grundlagen sonst noch für eine begünstigte Permeabilität in der Längsrichtung zur Verfügung stehen.

Der ganze Oscillarienfaden ist von Schleim umkleidet. Wir wissen über seine den Stoffdurchtritt möglicherweise verzögernde Wirkung so gut wie nichts. Da der Schleimmantel nur an den künstlich zerteilten Oscillarien an den freigelegten Querwänden eine Lücke aufweist, ist er für unsere Frage von untergeordneter Bedeutung. Am Ganzfaden kann durch den Schleim eine für das Permeieren bevorzugte Richtung nicht bedingt sein.

Anders verhält es sich mit der Zellmembran. Gelegentlich habe ich beobachtet, daß bei Behandlung mit konzentrierter Chromsäure die Quermembran anscheinend intakt deutlich den geschrumpften Zellkörper überragt, also in die Chromsäure hineinreicht, während die Längsmembran aufgelöst ist.

Wie früher (Schmid, S. 600) gezeigt worden ist, konnte zwar für *O. Jenensis* hinsichtlich des optischen Verhaltens Doppelbrechung nicht festgestellt werden. Es ist aber in diesem Zusammenhange bemerkenswert, daß sie bei *O. limosa* (welche ja unserer Form sehr nahe steht), wie bei anderen untersuchten Oscillarien, nach Hegler (S. 274) vorhanden ist und daß Hegler mit dem Gipsplättchen ein verschiedenes optisches Verhalten für Längs- und Querwände erweisen konnte. Die Längswände sind optisch positiv, die Querwände negativ anisotrop. Kolkwitz und Correns haben ferner eine spiralige Struktur in den Außenwänden aufgezeigt und eine positive Druckspannung in den äußersten Membranschichten festgestellt, Verhältnisse, die sich für die Innenwände (= Querwände) nicht ergeben haben.

Das zum Teil verschiedene Alter der Längs- und Quermembranen dürfte für unsere Frage nicht ausschlaggebend sein. Aber es ist darauf hinzuweisen, daß die beiden Membranen auf

verschiedene Weise entstanden sind. Die bei der Zellteilung sich in der Fläche vergrößernde Längsmembran mag vorwiegend durch Intussuszeption, die irisblendenartig sich vorschiebende neue Querwand vorzugsweise wohl durch Apposition wachsen.

Bleibt hiernach kein Zweifel an der stofflichen Verschiedenartigkeit der beiden Membranen, so ist es eine andere Frage, ob Zellhäute überhaupt das Permeieren von Stoffen merklich behindern. Ich denke, daß dies bei den Oscillarienmembranen sehr gut der Fall sein könnte, in der Art, daß die Längswand schwerer als die Querwand durchläßt. Sind doch z. B. in den Epidermiszellen der höheren Pflanzen die Verhältnisse nicht anders, wenn die radialen Wände leicht permeieren lassen, während die — zwar kutinisierte — äußere Tangentialwand der Stoffaufnahme Widerstand entgegenstellt. Der Beweis für einen quantitativen Unterschied in der Permeabilität der Längs- und Quermembran steht für die Oscillarie noch aus. Wir wissen bekanntlich über die verschiedene Durchlässigkeit permeabler Membranen überhaupt sehr wenig. Neuerdings spricht Klebs (S. 6/7) der Qualität der Zellwand eine verschieden wirksame einschränkende Wirkung beim Stoffdurchtritt der Anilinfarben zu. Es sind das nur Vermutungen, ebenso wie Ruhland (I, S. 410) die Möglichkeit offen läßt, daß vielleicht verzögernde Einflüsse durch die Membran gegeben werden. Lepeschkins Gründe (I, S. 250) für das Zurückgehaltenwerden gewisser Farbstoffe in Zellmembranen sind nicht zwingend. Andererseits sind auch Ruhlands (II, S. 398) Gegengründe nicht beweisend, wenn er mit Hitze abtötet, wodurch er auch die Zellwände verändern mag. Fitting (S. 37, 38—39, 52—53, 61) hält sogar eine wechselnde Permeabilität für dieselbe Zellhaut unter verschiedenen Umständen nicht für ausgeschlossen. Für Frucht- bezw. Samenschalen liegen positive Befunde durch die Arbeiten von Brown, Schroeder, Rippel u. a. vor.

Zum Protoplasma ist noch zu bemerken: Das Oscillarienplasma gliedert sich in Chromatoplasma und Centroplasma (Baumgärtel). Das Chromatoplasma hat die Funktion eines Chromatophors und ist gegen das übrige Plasma durch eine Chromatophorenhaut nicht abgesetzt. Nach den Darlegungen A. Fischers (V) bildet das Chromatoplasma bei den meisten Oscillarien (z. B. *O. tenuis, limosa*) eine geschlossene Dose, wenn die Zelle erwachsen ist, einen beiderseits oder einseits offenen Hohlzylinder, wenn sie in Teilung begriffen ist. Andere Formen (*Lyngbya, Tolypothrix*) sollen stets offene Hohlzylinder als Chromatoplasma haben. Das

Chromatoplasma reicht als breite periphere Zone des Plasmas in allen Fällen geschlossen an die Längswände heran, bildet hier also die Plasmagrenze, an die Querwände nur insoweit, als die geschlossene Dosenform gilt. Bei *O. princeps* — also einer *O. Jenensis* ganz nahestehenden Art — sollen die Querflächen der Dosen auch in erwachsenem Zustand der Zellen weit gitterartig durchbrochen sein. Wenn schon hiernach für *O. princeps* eine erschwerte Permeabilität in der Querrichtung der Zelle verständlich wird, wäre dies nicht in gleichem Maße für Zellen der Fall, in denen die erwachsenen Zellen ringsum geschlossene Chromatoplasmen bilden. Daran ändert auch die Tatsache nichts, daß unaufhörlich ca. 70 % der Zellen eines Oscillarienfadens sich teilen. 21 % der Zellen von *O. limosa* haben beispielsweise laut A. Fischer beiderseits offene, 47,5 % einseits offene Hohlzylinder. *O. tenuis* weist sogar ständig etwa 30 % beiderseits und 43 % einseits offene hohlzylindrische Chromatoplasmagebilde auf.

Es war früheren Untersuchern entgangen, daß die Oscillarienzelle am Längsrande des Protoplasmaleibes die von mir sogenannten „Ringschwielen“ führt. Das sind durchaus problematische Gebilde, welche in diesem Zusammenhange unsere Aufmerksamkeit verdienen. Die Ringschwielen liegen der Längswand dicht an und bekleiden sie offenbar lückenlos. Sie teilen sich, wenn die Zelle zur Teilung sich anschickt, und es scheint so, als hingen sie so lange zusammen, bis die neue Querwand, welche viel später als die Ringschwiele auftritt, gebildet ist (Schmid, II, S. 582). Wir wissen nichts über die stoffliche Natur dieser eigenartigen Gebilde. Sie weichen bei der Plasmolyse von der Wandung mit dem Protoplasma zurück, liegen mithin selber im Plasma. Ich habe sie als Zellgebilde angesehen, die vielleicht mit der Bildung des Bewegungsschleimes etwas zu tun haben. Durch den Besitz der Ringschwiele ist also das Plasma nur an seiner Längsperipherie ausgezeichnet. Wir hätten in ihnen einen weiteren Faktor zu erblicken, der die Permeabilität beeinflussen könnte.

Im ganzen genommen finden wir den Oscillarienfaden in Richtung der Längswände anders organisiert als in Richtung der Querwände. Wenn diesem Bauprinzip eine bevorzugte oder ausschließliche Stoffleitung in der Längsrichtung des Fadens entspricht, wird solche Erscheinung nichts Auffälliges haben, auch wenn wir reale Beziehungen zwischen Organisation und Stoffleitung zunächst nicht ermitteln können.

Abschnitt VI.

Über die Kontraktilität des Oscillarienfadens.

Wir sprechen hier zunächst nur von der empirisch feststellbaren passiven Kontraktilität, die also rein mechanisch verläuft und ebenso bedingt ist.

1. Kontraktion durch Eintrocknen.

Unter den früheren Beobachtern ist es nur Hansgirg (S. 837) aufgefallen, daß sich die Oscillarien beim Eintrocknen beträchtlich verkürzen. Ein Faden von *Oscillatoria antliaria* maß 195 μ; nach dem Eintrocknen war er 156 μ lang. In Wasser zurückgebracht, nahm er schnell die ursprüngliche Länge wieder an und zwar in etwa 5—10 Minuten. Das bedeutet also eine Längsdehnung des Fadens um 39 μ oder genau 25 %. Der Vorgang ließ sich beliebig oft wiederholen. Ich habe das gleiche bei *O. Jenensis* immer wieder gesehen und kann darüber folgendes berichten.

Läßt man einen Oscillarienfaden in einem Tropfen Wasser eintrocknen, so verkürzt sich der Faden in demselben Augenblick, wo der letzte Wasserhauch verdunstet, ganz bedeutend. Der Betrag hierfür geht aus dem Beispiel mehrerer Messungen hervor. Bezeichnet man wie Pfeffer (II, bezw. Ruhland, III, S. 92) die Zellwandlänge bei Turgeszenz mit L und diejenige nach völliger Entspannung mit L_0, so ist die Turgordehnung in der betreffenden Richtung gleich $\frac{L - L_0}{L_0}$ oder in Prozenten der Länge der entspannten Membran ausdrückbar. Für die Fadenlängen ergeben sich in μ:

turgeszent (= L)	entspannt (= L_0)	Turgordehnung in %
125	90	38,9
210	165	27,3
255	195	30,7
730	530	37,7
1015	762	33,2

Die Entspannung (27,3 — 38,9 %) ist also noch größer als die von Hansgirg für *O. antliaria* angegebene. Hierzu ist zu bemerken, daß das Kontrahieren des Fadens in gerader Richtung ohne seitliche Krümmungen auffällig exakt verläuft. Er rotiert bezw. tordiert um die Längsachse, was an den hakenförmig gekrümmten Apikal-

enden bemerkt werden kann. Eine bestimmte Richtung der Kontraktion gibt es nicht; vielmehr zieht sich der Faden oder das Fadenstück von beiden Seiten gleichmäßig zusammen. Ebenso „elegant" dehnt sich der eingetrocknete Faden wieder auseinander, wenn ihm Wasser zugeführt wird; so etwa, sofort nach Benetzung gemessen, von 90 auf 110 μ oder von 165 auf 200 μ, von 195 auf 230 μ usf., und nach einigen Minuten ist die ursprüngliche Länge erreicht.

Hinsichtlich der Fadenbreite ergibt sich beim Eintrocknen eine merklich geringere Kontraktion. So für dieselben Fäden wie oben:

turgeszent	entspannt	Turgordehnung in %
18,55	15,90	16,7
19,21	15,90	20,8
18,88	15,90	18,7
18,55	15,90	16,7

Beim Wiederbenetzen wird diese geringe Entspannung sofort ganz ausgeglichen.

Um ein Bild von der außerordentlich hohen Turgordehnung oder, was uns hier besonders interessiert und dasselbe ist, der Kontraktionsfähigkeit der Oscillarienmembran zu gewinnen, vergleichen wir damit das entsprechende Verhalten einiger willkürlich herausgegriffener Grünalgen. Noch verhältnismäßig groß fand ich sie bei *Oedogonium pluviale*, nämlich 16,4 % für die Länge, klein bei *Spirogyra* spec. — deren verschiedene Zellen ein verschiedenes Ausmaß dafür lieferten —, am kleinsten bei einer *Cladophora* spec.:

Spirogyra.

	turgeszent	entspannt	Turgordehnung in %
1. Zelle	100	90	11,1
2. „	87	85	2,3
3. „	87	85	2,3

Cladophora.

1. Zelle	260	260	0
2. „	160	160	0
3. „	227	225	0,9

Es sind dies für die Algen keine neuen Dinge. Sie entsprechen den herrschenden Vorstellungen von der verhältnismäßig geringen Membranspannung turgeszenter Zellen. Ergänzt werden muß noch, daß bei obiger *Cladophora* die Breite in einigen Zellen beim Eintrocknen ebenfalls und zwar bis 12,5 % abnahm, während die angeführte *Spirogyra* eine Expansion von ungefähr 23,3 % erfuhr. Ein Kontraktionsmechanismus, wie ihn der Oscillarienfaden mit seiner äußerst exakt verlaufenden, überwiegenden Längskontraktion darbietet, liegt bei ihnen nicht vor.

2. Kontraktion durch Plasmolytica.

Fechner hat bereits gelegentlich seiner Chemotaxis-Untersuchungen beobachtet, daß die erste Repulsion nach der Zufügung von Reizstoffen osmotisch bedingt ist und in einer Kontraktion des Fadens besteht. Er stellte einmal (S. 316) auch das Maximum der Kontraktion fest, als er Kaliumkarbonat (Konzentration?) anwendete und eine Verkürzung des Fadens um 16 % (also = 19,0 % Turgordehnung) fand. Aber schon aus der Literatur vorher lassen sich aus einer Arbeit von Brand Werte für Turgordehnungen bei Oscillarien heranziehen. In reinem Glyzerin (I, S. 306) verkürzte sich ein Faden (*Phormidium uncinatum*) von 291 auf 274 μ, was einer Turgordehnung von 6,2 % entspricht. Glyzerin ist wegen der schnellen Permeierbarkeit ein ungeeignetes Plasmolytikum. Höhere Werte lassen sich daher aus Brands Zahlen für Kaliumnitrat ableiten (I, S. 304). In 5 % KNO_3 zeigte ein Faden von 125 μ Länge eine Kontraktion von 29 μ, d. h. die Turgordehnung von 37,3 %; in 20 % KNO_3 ein *Phormidium* von 250 μ Länge eine solche von 73 μ oder die Turgordehnung 42,2 %.

Das sind außerordentlich hohe Werte für die Turgordehnung der Membran bezw. die Kontraktion des Oscillarienfadens. Da ich im folgenden Kapitel bei der Besprechung der osmotischen Verhältnisse noch viele Zahlen geben werde, die ebenso für die Kontraktilität herangezogen werden können, beschränke ich mich darauf, an *Oscillatoria Jenensis* die Turgordehnung nur durch wenige Beispiele zu erläutern.

In 5proz. Saccharoselösung errechnete sich aus dem Maß der Kontraktion im Mittel die Turgordehnung von 9,8 %, für den am meisten kontrahierten Faden 12,2 %; ähnlich in der mit voriger beinahe isotonischen Lösung von 1 % Kaliumnitrat: im Mittel 9,9 %, bei dem am meisten verkürzten Faden 12,3 % Turgordehnung.

Höhere Werte, die sich mit den aus der Arbeit von Brand errechneten Zahlen vergleichen lassen, werden durch stärker osmotisch wirksame Lösungen von Saccharose erzielt. Ich greife folgende heraus:

Saccharoselösung	10 %,	Turgordehnung	im	Mittel	21,2—24,0 %,
„	20 %,	„	„	„	27,7—31,6 %,
„	50 %,	„	„	„	56,0—62,0 %.

Man sieht, der Ausdruck „Turgordehnung“ wird nicht exakt gebraucht; denn sonst müßte, gleichviel bei welcher Konzentration

des Plasmolytikums, oberhalb der osmotischen Grenzkonzentration — welche, wie wir im nächsten Kapitel darlegen, äußerst tief liegt (bei ungefähr 1 % Saccharose) — überall für die Turgordehnung derselbe Wert heraustreten. Wir schließen daraus, daß die Membran ein ungemein dehnbares und zugleich mit den geringsten Kräften dehnbares Gebilde ist, welches dem Protoplasma im gleichen Maße folgt, wie die Vakuole sich infolge des Wasserentzuges verkleinert. Ja, die Membran folgt dem Plasma bis zum äußersten. Selbst dem Wasserentzug, der bei 50 % Saccharoselösung stattfindet, hält sie Schritt. Hier beträgt die Turgordehnung im Mittel 56 %! Dennoch wäre es nicht richtig, die letzte Zahl oder eine bei noch höherer Rohrzuckerlösung gefundene als die „wahre Turgordehnung" der Längsmembran einer Oscillarienzelle anzusprechen. Es zeigen sich nämlich in 50proz. Saccharoselösung ungleich starke Kontraktionen der Quermembranen. Die Längswandung wird durch das ungleiche Kontraktionsverhalten der Querwände hin- und hergezogen, so daß in der Längsrichtung zu kurz gemessen wird und die Zahl für die Turgordehnung zu hoch ausfallen muß. Während allerdings die Querkontraktion im allgemeinen sich gar nicht mit der Längskontraktion vergleichen läßt, greifen bei derartigen stark wasserentziehenden Lösungen sekundäre Erscheinungen Platz, die den Oscillarienfaden stellenweise auf die normale Breite zurückführen, stellenweise in den kontrahierten Zustand bringen. So kommen Schrumpfungsbilder zustande, wie sie z. B. nebenstehende Fig. 1 zeigt. In einem bestimmten Falle maß ein Faden von 20 μ Breite in geschrumpftem Zustande an vielen Stellen ebenfalls 20 μ, an anderen 18 μ usw. Die geringste Breite betrug 14,5 μ. Schon bei 23proz. Saccharoselösung sind solche ungleichmäßigen seitlichen Schrumpfungen in geringerem Maße sichtbar.



Fig. 1. Erläuterung im Text.

Mag mithin der Wert der Turgordehnung nicht gefunden werden können, so ist eines sicher, daß diese in der Längsrichtung des Fadens einen ungewöhnlich hohen Grad besitzt. Es mag genügen, sich einiger Zahlen für die Turgordehnung bei Algen zu vergegenwärtigen. Lepeschkin (I) berichtet von einer *Spirogyra*, daß sie sich bei der Plasmolyse ungefähr um 4,1 % verkürzt: ihre Turgordehnung betrug also etwa 4,2 %. Kotte findet (S. 124, 125) für Meeresalgen im Höchstfall — für *Callithamnion mirabile* — eine lineare Verkürzung von 10 % (Turgordehnung 11,1 %), im übrigen

aber bedeutend niedrigere Werte, z. B. für *Enteromorpha compressa* 3 %, für *Ectocarpus siliculosus* 0,6 %, für *Chaetopteris plumosa* 0 % usf. Oder man vergleiche die Werte, wie sie Schwendener und Krabbe für Gewebezellen von Phanerogamen mitgeteilt haben. Mehrstündige Einwirkung einer 12proz. NaCl-Lösung bewirkte bei Sprossen vom Hopfen (S. 389ff.) neben Plasmolyse eine Kontraktion von 0—11,1 %, durchschnittlich 5,3 % (Turgordehnung also 0 bis 12,5 %, im Mittel 5,6 %), bei Blattstielen von *Aconitum Lycoctonum* (S. 394ff.) 0—14,3 %, durchschnittlich 5,9 % (Turgordehnung 0 bis 16,7 %, im Mittel 6,2 %). Hierzu ist ausdrücklich zu bemerken, daß es sich in beiden Fällen um junge, sich streckende Pflanzenteile handelte. Daß ausgewachsene Dauerzellen sich gar nicht oder nur verschwindend wenig während der Plasmolyse zusammenziehen, ist bekannt. Viel höhere Werte haben keimende Organe, z. B. Keimwurzeln von *Phaseolus* aufzuweisen. Dennoch übersteigt ihre höchste, aus den Zahlen bei Schwendener und Krabbe (S. 408) errechnete Turgordehnung 22,7 % nicht. Erst junge, noch ziemlich meristematische Parenchymzellen des Markes von *Helianthus*, *Sambucus* usw. führten zu Ergebnissen, die an jene bei Oscillarien gefundenen herankommen. Die genannten Forscher erzielten (S. 378) eine Kontraktion von 125—135 mm auf 100 mm, d. i. eine Turgordehnung von 25—35 %.

Es ist nicht meine Absicht, vollständig zu sein. Doch scheint es mir gewiß, daß die Literatur nur ganz vereinzelte Fälle, vielleicht auch gar keine aufzuweisen hat, wo fertige Organe derartig hohe Turgordehnungen aufweisen. Dabei haben wir die reaktionsfähigen Staubfäden der Cynareen ausgenommen. Abgesehen davon, daß sie bei Berührung zusammenzucken und sich dabei um 8—20 % bei *Cynara scolymus* oder um 10—30 % bei *Centaurea jacea* verkürzen, kontrahieren sie sich in gleicher Weise durch plasmolysierende Lösungen. Pfeffer (I, S. 434ff.) gibt eine Turgordehnung von 20—25 % an. Es kann uns die Tatsache nicht verborgen bleiben, daß diese Filamente sowohl wie die Fäden der Oscillarien, so verschieden sie auch sonst sein mögen, reizbare bewegliche Gebilde sind. Von den Staubfäden der Cynareen wissen wir, daß die an ihnen zu beobachtenden Reizbewegungen nur durch die äußerst dehnbaren Zellwände ermöglicht werden.

3. Weitere kontraktile Erscheinungen.

Nachdem wir die Kontraktionsfähigkeit des Oscillarienfadens dargetan haben, bleibt uns noch beobachtend zu erweisen, daß diese Eigenschaft tatsächlich im Dienste aktiver Bewegungen des Oscillarienfadens steht.

Lassen wir hier die elastischen Erscheinungen, Torsionen, Bogenbildungen, autonomes Gegeneinanderarbeiten verschiedener Fadenteile usw., Dinge, die überhaupt nur durch die höchst dehnbare Membran möglich sind, beiseite, so ist da zunächst das Winden anzuführen, über das ich früher einmal eine Mitteilung machte (Schmid, I, S. 357). Das Winden ist noch ein ganz rätselhafter Vorgang. Damals erzielte ich ihn künstlich, indem ich kriechenden Oscillarien sehr feine Glasfäden in den Weg brachte, an denen sie dann windend emporkletterten. Später habe ich das Winden ungewollt immer wieder gesehen an den Fäden von *Oscillatoria Jenensis*, welche von Erdkrümchen zu Erdkrümchen Brücken bildend dahinkriechen (Schmid, II, S. 609).

Sie bilden dann sehr oft Stränge, die aus zwei bis mehreren umeinander windenden Fäden bestehen. Beim Winden sind die verschiedenen Flanken des Oscillarienfadens verschieden stark kontrahiert oder expandiert. Während dieses Vorganges dreht sich die Oscillarie wie gewöhnlich um ihre eigene Längsachse. Es wird also die Zellmembran weitgehend durch Dehnungen beansprucht. Ich nehme bestimmt an, daß das Winden nicht bloß ein Sonderfall der bogenförmigen Wanderung (Schmid, I, S. 350, II, S. 616, Prell unter „Aberration“ S. 125) ist, welche durch die Achsendrehung des Fadens bedingt wird, sondern daß noch Berührungsreize mitsprechen. Denn einmal sind die Windeumgänge sehr verschieden lang, wenn sie auch an ein und demselben Faden verhältnismäßig konstant sind. (Es hat keinen Wert, Maße mitzuteilen.) Andererseits aber braucht eine Oscillarie nicht immer um eine feine zylindrische Stütze zu winden; sie kann daran auch parallel entlang kriechen. Daß für dieses verschiedene Verhalten nicht das Vorhandensein oder Fehlen des hakenförmig gekrümmten Endes maßgebend ist, konnte ich bestimmt feststellen.

Hier möchte ich ferner Beobachtungen lose anfügen, die, wenn sie sich auch auf andere Weise bewahrheiten sollten, den ganzen Bewegungsmechanismus der Oscillarien in ein klares Licht rücken. Wenn ich nämlich über einer Agarplatte Erdklümpchen verstreut

hatte und die Fäden von *O. Jenensis* nach ihrer Art durch die freie Luft die Zwischenräume von einem Erdteilchen zum anderen überbrücken ließ, konnte ich zu meiner Überraschung öfter beobachten, daß über den Leib des Oscillarienfadens, und zwar in der Längsrichtung, Wellen dahinliefen. Da ich nur schwächere Vergrößerungen anwenden durfte, muß ich mich damit begnügen, mitzuteilen, daß ich bestimmt fortlaufende Wellenzüge aus Licht und Schatten von sehr kurzen Wellengängen gesehen haben. Nach kürzerer Zeit, oft nach einer Viertelminute, verschwanden sie wieder. Ob damit Einbuchtungen einer Längsmembran verknüpft waren, konnte ich nicht ermitteln. Leider läßt sich vorläufig diese Erscheinung nicht willkürlich hervorrufen. Ihre Beobachtung bleibt dem Zufall überlassen. Doch scheint sie nur bei einem gewissen Grad der Feuchtigkeit sich zu zeigen, kurz nachdem der Deckel der Petrischale aufgehoben worden und das Mikroskop eingestellt ist. Ich komme auf diese Beobachtung später zurück. Nebenbei gesagt, war sie für mich die Veranlassung, die Kontraktionserscheinungen der Oscillarie zu studieren.

4. Expansion in Schwefelsäure und Glyzerin.

Ich legte mir die Frage vor, ob die Membran der Oscillarienzelle bei normaler Turgeszenz die obere Grenze der Dehnbarkeit erreicht hat. Wenn es mir gelänge, Plasmoptyse zu erzielen, glaubte ich damit einen Weg gefunden zu haben, der zahlenmäßig die maximale Dehnungsgrenze bestimmen ließe. Zu dem Zweck sättigte ich *O. Jenensis* mit konzentriertem Glyzerin und führte alsdann schnell Wasser hinzu. Plasmoptyse unterblieb. Nichts anderes ergab sich, als ich stattdessen konzentrierte Zuckerlösung verwendete. Es fanden freilich minimale Expansionen statt, deren Zahlenwerte ich hier auslassen will. Sie waren indes nicht ausgiebig genug, um ein Aufreißen der Membran zu veranlassen.

Viel stärkere Expansion konnte mit Schwefelsäure erreicht werden. Zunächst mit einem Gemisch von 2 Teilen H_2SO_4 und 1 Teil H_2O. Auch sie brachten trotz der Dehnung noch kein Zerreißen der Membran. Je ein kleinerer, gut meßbarer Oscillarienfaden wurde im Wasser unter dem Deckglas gemessen und alsdann Schwefelsäure durchgesaugt. Das sich ergebende Bild ist verständlich: Zuerst kontrahiert sich der Faden infolge des heftigen Wasserentzuges; darauf, das heißt, nachdem die Schwefelsäure in

die Zellen eingetreten ist, findet Expansion infolge der Quellung und der Bildung voluminöser Zerfallstoffe in den Zellen statt.

Drei Beispiele:

1. Faden 34 lang. Schnelle Verkürzung in der gewohnten Weise, alsdann sofort starke Verlängerung auf $35^1/_2$. Expansion = 4,4 %.

2. Faden 50 lang. Verkürzung zunächst auf 40, darauf schnelle Verlängerung auf ca. $51^1/_4$. Expansion = 2,5 %.

3. Faden 48 lang. Verkürzung wie vorher auf 39, dann ebenso auf $50^1/_2$. Expansion = 4,9 %.

Konzentrierte Schwefelsäure führt schließlich das Aufplatzen der Membran herbei. Die Längsmembran reißt in spiraligem Umlauf auf und zwar kurz nach der Expansion mit einem deutlichen Ruck, der sich dem Faden mitteilt. Die violett verfärbten Zellinhalte werden herausgeschoben und liegen in einem fortlaufenden schraubenförmigen Bande (Steigungswinkel mit 57—70° gemessen) um den leeren Faden herum, welcher außer der bekannten Segmentierung (Schmid, II, S. 577) steil gestellte Falten aufweist. Die Längsrisse selber sind nicht zu erkennen. Da ich bei *O. Jenensis* eine spiralige Struktur der Längsmembran, wie sie von Correns bei der nahestehenden *O. princeps* mit anderen Hilfsmitteln gezeigt worden ist, bisher nicht bemerken konnte, erscheint es mir wichtig, daß durch die Expansionsversuche nebenher auch gewisse Strukturverhältnisse der Membran sich dokumentieren. Die schräg gestellten Falten lassen sich als Folge der positiven Spannung der Außenschichten der Membran gegenüber den inneren erklären (vgl. Correns, S. 140). Die Dehnungen der Längsmembran sind im Augenblicke der Rißbildung ganz beträchtlich.

Auch hierfür einige Zahlenbeispiele:

1. Faden $40^1/_2$ lang. Verkürzung auf 27, alsdann Verlängerung auf 45. Expansion 11,1 %.

2. Faden 43 lang. Wie vor Verkürzung auf 28, Verlängerung auf 46. Expansion 6,9 %.

3. Faden 50 lang. Wie vor Verkürzung auf 40, Verlängerung auf 55. Expansion 10 %.

Obgleich die Versuche mit Schwefelsäure dargetan haben, wie weit die Überdehnung der bereits durch den normalen Turgor gespannten Zellwände fortgeführt werden kann, und so wiederum auf die allgemeine Kontraktilität der Oscillarienmembran Licht werfen, ist es leider auch hier — so wenig wie wir früher die Länge der entspannten Membran genau festgelegt hatten — nicht möglich, die obere Grenze der Dehnung zu bestimmen, da wir nicht wissen

können, wie weit etwa die Schwefelsäure das Dehnungsvermögen verändert haben kann.

Vielleicht käme man bei anderen Oscillarien mittels Glyzerinsättigung, die ja bei mir versagte, weiter. Brand (I, S. 306) beschreibt nämlich von *Phormidium uncinatum* eine typische Glyzerin-Plasmoptyse. „In einem genau gemessenen Fall erreichte ein ursprünglich 291 μ langes Stück von *Phormidium*, welches sich im Glyzerin auf 274 μ verkürzt hatte, nach Wasserzusatz eine Länge von 296 μ. Nach dem Bersten der ersten Zellen verkürzte es sich wieder auf seine ursprüngliche Länge, begann sich dann neuerdings zu strecken, um sich nach dem Platzen weiterer Zellen wieder zu verkürzen.“ Die Expansion beträgt also hier, wie sich leicht ausrechnen läßt, 1,7 %, und dieser Betrag, der viel kleiner als jeder bei meinen Versuchen mit Schwefelsäure gefundene ist, stellt für *Phormidium uncinatum* den Expansionswert für die Längsmembran dar, soweit er noch über den Wert der Turgordehnung hinausgeht.

5. Spontane Expansionserscheinungen.

Gelegentlich der im nächsten Kapitel zu behandelnden Versuche über das osmotische Verhalten der Oscillarienzelle waren öfter Vergleichsversuche mit destilliertem Wasser oder Brunnenwasser auszuführen. Diese brachten in einer Reihe von Fällen die merkwürdige Beobachtung, daß ein Faden von vorher unveränderter Länge eine Expansion erfährt, wenn er in einer bestimmten Weise erschüttert wird. Die Expansion ist zwar verhältnismäßig gering, aber sie ist durchaus meßbar.

Ich brachte in den Wassertropfen eines Objektträgers jedesmal einen besonders kurzen Faden, dessen Länge sich ohne Fehler bestimmen ließ. Der Faden oder das Fadenbruchstück wurde aus Wasser gleicher Art eines Uhrschälchens mit einer Nadel herausgefischt und schnell in gewohnter Weise übertragen. In dem Uhrschälchen hielten sich solche Fäden vorher mindestens eine Stunde auf. Auch in dem Tropfen des Objektträgers verweilten sie vor Beginn der Längenmessung mindestens 5 Minuten. Es konnten nur Fäden benutzt werden, die wirklich wagerecht lagen. Manche schwammen auf der Oberfläche des Wassers, andere schwebten über dem Boden des Objektträgers, stets so, daß eine Bewegung nicht festgestellt werden konnte. Die Messung geschah bei einer mittleren Vergrößerung und wurde mehrere Minuten hindurch nach-

geprüft. Alsdann ließ ich aus einer Kapillare aus einer Höhe von 2—3 cm 2 Tropfen Wasser auf das Präparat fallen und maß unmittelbar hinterher und die folgenden Minuten weiter. Um die Größe der Wucht des Tropfenfalls anzudeuten, teile ich mit, daß der Tropfen auf den Objektträger in einem bestimmten Versuche 0,033 g groß war, die beiden hinzukommenden Tropfen zusammen 0,042 g wogen. Die Expansionserfolge zeigten sich bei verschiedener Zimmertemperatur (12,5—19°). Es hat den Anschein, als wären sie bei erhöhter Temperatur häufiger. Ich will über einen bestimmten Versuch berichten:

Versuch: Temperatur 13°, dest. Wasser. Fadenteilstück mit 1 Apex, 36½ lang, 12 Minuten unverändert im Wassertropfen des Objektträgers, darauf um 10ʰ 21′ morgens Länge: 36½; 10ʰ 23′ Länge: 36½; 10ʰ 26′ Länge: 36½. Also wiederum 5 Minuten hindurch die gleiche Fadenlänge. 10ʰ 26′ Auftropfen! Erfolg: 10ʰ 26½′. Länge: 37; 10ʰ 28′ desgl., 10ʰ 30′ desgl., 11ʰ 5′ desgl., nachmittags 12ʰ 15′ desgl., 1ʰ 0′ desgl., usw., 4ʰ 0′ Länge: 36½, 6ʰ 00′ Länge: 36 +. Die Expansion beträgt 1,4 %.

Unter 45 derartigen Versuchen habe ich 11 Expansionserfolge = 24 % zu verzeichnen. Sie kamen an ganzen und zerstückelten Fäden verschiedener Länge zustande. Die Expansionsgrößen, welche sich innerhalb bestimmter Grenzen halten, verteilen sich wie folgt (1 Längeneinheit = 2,2 μ).

Expansion	Verlängerung von	bis
1,3 %	26½	26
1,4 %	36½	37
1,6 %	47¼	48
1,8 %	40½	41¼
1,8 %	41	41¾
1,8 %	42¼	43
1,9 %	25½	26
1,9 %	38½	39¼
1,9 %	39¼	40
2 %	36¼	37
2 %	49	50

durchschnittlich 1,8 % Expansion.

Für die Frage, ob es sich bei diesen Expansionen um Reizantworten handelt, ist zunächst hervorzuheben, daß die nach dem Auftropfen sofort erfolgende Expansion in allen Fällen lange Zeit beibehalten wird. Man vergleiche z. B. im angeführten Versuch, daß noch etwa 3 Stunden nach dem Zustandekommen der Expansion diese in derselben Höhe fortbesteht. Erst nach 3 weiteren Stunden konnte die ursprüngliche Fadenlänge wieder beobachtet werden. Naheliegend wäre es also, an eine mechanische Auslösung einer schon vorher bestandenen Membranspannung zu denken,

insofern, als vor dem Versuch durch das Übertragen der Oscillarie aus dem Uhrschälchen in den Wassertropfen irgendwie, ebenfalls rein mechanisch, eine Verkürzung stattgefunden haben könnte. Für die Deutung der Erscheinung muß man ferner wissen, daß die nach Stunden einsetzende Kontraktion nicht allein auf die Rechnung des Kontraktionsausgleichs gesetzt werden darf. Auch ohne vorherige Expansion verkürzen sich nämlich die Fäden von *O. Jenensis*, wenn sie in Brunnen- oder destilliertem Wasser liegen, in derartigen Zeiträumen um denselben Betrag. Für diese, Humusboden bewohnende Oscillarie ist offenbar Wasser in solcher Form giftig. Nach mehreren Tagen stirbt sie darin ab, die wasserlöslichen Farbstoffe treten aus den Zellen in das Wasser über, die vorher braune Alge wird grün. Es ist verständlich, daß hiermit Kontraktionen einhergehen. Umso bemerkenswerter muß es sein, wenn nach der spät einsetzenden Kontraktion in unseren obigen Versuchen hin und wieder die gleiche Expansion durch Auftropfen erzielt werden kann. Dies zeigt sich z. B. in folgendem Fall:

Versuch: Temperatur 14 °. Ganzer Faden 5 Minuten mit der unveränderten Länge von $40^1/_2$ im Wassertropfen. Alsdann um $11^h\ 37'$ morgens: $40^1/_2$ lang; $11^h\ 39'$ desgl.; $11^h\ 40'$ Auftropfen! Erfolg: $11^h\ 41'$: $41^1/_4$ lang; $11^h\ 43'$ desgl.; $11^h\ 47'$ desgl.; $11^h\ 55'$: 41 lang; nachmittags $12^h\ 27'$: 41 lang; 3^h 30: 40 lang. Nach 3 Tagen: 39 lang. Nach 4 Tagen: $38^1/_2$ lang. Der Faden ist noch lebendig, da er normal braun aussieht. Jetzt abermals Auftropfen wie früher! Erfolg: Expansion von $38^1/_2$ auf $39^1/_4$.

Mithin 1. Expansion: 1,8 %; 2. Expansion: 1,9 %.

Obgleich beim Zustandekommen der 2. Expansion der mechanische Eingriff des Experimentators, welcher den zur Expansion erforderlichen Zustand einer mechanischen Kontraktion geschaffen haben könnte, hier ganz wegfällt, müssen wir zugeben, daß der Weg für eine rein physikalische Erklärung ebenso offen bleibt, wie für eine physiologische. Denn da zwischen obiger 1. und 2. Expansion tatsächlich eine Kontraktion von $41^1/_4$ nach $38^1/_2$ beständig fortschreitet, ist es gut möglich, daß Spannungsunterschiede in der Membran entstehen, die durch das Auftropfen plötzlich zugunsten einer Expansion ausgeglichen werden. Eine physiologische Erklärung, welche sich im Einklang mit unserer im letzten Abschnitt dieser Arbeit darzulegenden Bewegungstheorie befindet, will ich erst an jener Stelle erörtern. Andererseits sind die Spontanexpansionen auch durchaus einer experimentellen Bearbeitung, die leider unterlassen wurde, zugänglich.

Abschnitt VII.

Das osmotische Verhalten des Oscillarienfadens.

1. Plasmolyse.

In der vorliegenden Literatur sprechen die Stimmen für und wider die Möglichkeit der Plasmolyse bei Cyanophyceen. Der älteste Beobachter scheint Hansgirg (1883) zu sein. Dies geht aus seiner Bemerkung (S. 835) hervor, der Turgor bei *Oscillatoria princeps* und wohl auch anderer Arten sei außerordentlich hoch, die Zellhäute seien erheblichen Druckspannungen ausgesetzt. Borzi (1886, S. 28) leugnet jegliche Zurückziehung des Plasmas durch plasmolysierende Mittel. Anders Alfred Fischer. Schon 1891 (Fischer, I, S. 42) findet er im Anschluß an seine Studien über Plasmolyse bei Bakterien, daß auch die Spaltalgen plasmolysiert werden. „Eine mittelstarke Oscillarie" gab mit 1 % NaCl sofort eine allgemeine kräftige Plasmolyse. Auch bei $^3/_4$ % NaCl trat vereinzelt noch eine etwas schwächere Plasmolyse ein; $^1/_2$ % war wirkungslos. Die Kontraktionen des Plasmas seien aber nicht so ausgeprägt wie bei den Bakterien. 1897 betont dann Fischer (III, S. 25) ganz allgemein: Bei Cyanophyceen *(Lyngbya, Oscillatoria)* ist ein osmotisches System vorhanden; sie haben allseits protoplasmatischen Wandbelag, sind also plasmolysierbar. Der Inhalt der Cyanophyceen zieht sich in 5 % Salpeter von der Wand zurück unter allen Erscheinungen einer echten Plasmolyse. Wie bei den Bakterien geht die Plasmolyse schneller zurück als bei anderen Pflanzenzellen, woraus aber nicht auf einen abweichenden Bau, sondern nur auf eine abweichende Permeabilität der Plasmahaut geschlossen werden darf. F. Brand meint, daß die Plasmolyse nicht vollständig mit jener der chlorophyllgrünen Pflanzen übereinstimme; es fände oft nur an ganz kleinen, vereinzelten Stellen Ablösung des Plasmas statt. Der Mangel an größeren Safträumen ließe das eigentlich von vornherein erwarten, und die Erscheinungen deuteten auf eine größere Elastizität der Cyanophyceenmembran und eine festere Verbindung zwischen ihr und dem Protoplasma (Brand, I, S. 303). Er vermutet richtig den Anteil, welchen die kontraktile Zellhaut an dem untypischen Zustandekommen der Plasmolyse hat. Besonders schwer ließ sich die Abhebung von der Membran an den dicht in Gallerte gehüllten Nostocaceen und Chroococcaceen erzielen. Bei *Gloeocapsa* blieb sie überhaupt ganz

aus. Die zuletzt genannten Formen sollen uns nicht beschäftigen; nur wollen wir bemerken, daß wegen der starken Gallerthülle die Verhältnisse hier besonders sein müssen. (Vgl. die Arbeit von Kotte über den Einfluß der Membranquellung auf die Plasmolyse bei Meeresalgen). Brand hat ebenfalls beobachtet, daß die Plasmolyse bei Cyanophyceen schnell zurückgeht.

Neuerdings liegt eine Arbeit von Prat vor, die den Gegenstand behandelt. Prat führt Brands Beobachtungen merkwürdigerweise garnicht an. Auch er hebt das Fehlen der Vakuolen hervor, womit ein wesentlicher Unterschied gegenüber anderen Pflanzenzellen gegeben sei. Das Wasser könne nur dem Plasma selber entzogen werden. Selten bemerkt er die vollständige Trennung des Protoplasten von der Membran, und eine Kontraktion des Plasmas zur Kugel käme nie zustande. Nach einiger Zeit beobachtet er Deplasmolyse. Die Kontraktionserscheinungen der Oscillarienzelle im Plasmolytikum sind ihm ganz entgangen. Daher haben seine Bestimmungen der Grenzkonzentrationen eigentlich keinen Sinn. Er gibt sie zwischen 1,6—1,8 % KNO_3 oder 1—1,1 % NaCl, bei einigen Spezies zwischen 0,8—1,5 % NaCl oder 10—13 % Rohrzucker an.

Bekanntlich ist für die Plasmolyse außer einer hypertonischen Versuchslösung Starrheit der Zellmembran, Semipermeabilität des Plasmas und lose Verbindung zwischen Plasma und Membran Bedingung. Wie wenig die Starrheit zutrifft, wie leicht und ungeheuer dehnbar die Membran ist, davon konnten wir uns im vorigen Abschnitt überzeugen. Berücksichtigt man diese Tatsache, alsdann läßt sich jederzeit in den Zellen eines Oscillarienfaden leicht die Plasmolyse herbeiführen. Der osmotische Wert des Plasmolytikums muß weit über demjenigen der Oscillarienzelle liegen, und da die Plasmolyse schnell zurückgeht, ist die Beobachtung unmittelbar nach dem Einwirken vorzunehmen. Ich habe für das Ablösen des Protoplasten durch 40proz. Rohrzuckerlösung bereits in einer früheren Arbeit eine Abbildung gegeben (Schmid, II, S. 585 Fig. 12). Das Plasma löst sich von der Außenwandung ringsum ab, während es zunächst an den Querwänden bleibt. Dadurch kommt das stets wiederkehrende Bild zustande, daß der Saum des vorher an der Längsmembran angelagerten Plasmas sich bogenförmig abhebt. Während also die Mitte des Saumes abgetrennt ist, verbleiben die Ränder an den Querwänden angeheftet. In der Folge löste sich das Plasma auch an den Querwänden ein kurzes

Stück. Also findet ein kugeliges Zusammenziehen des Protoplasmas, wie Prat richtig beobachtet hat, nie statt. Darauf beginnt bereits die Deplasmolyse. Über die Ursache des verschiedenen Verhaltens an Quer- und Längswand habe ich kein Urteil gewinnen können. Es braucht das nicht auf einer festeren Verbindung zwischen Plasma und Querwand zu beruhen. U. a. ließe sich auch denken, daß die Permeabilitätsverhältnisse in der Längsrichtung andere sind als senkrecht dazu. In osmotischer Hinsicht könnte der Zellfaden in der Längsrichtung eine Einheit darstellen; das heißt, es gäbe an den Querwänden gar keine semipermeablen Hautschichten des Protoplasmas; eine Vorstellung, die sich gut vereinigen ließe mit der früher (Abschnitt V) vorgetragenen Vorstellung von der größeren Stoffdurchlässigkeit des Oscillarienfadens in der Längsrichtung.

Noch habe ich eines besonderen Falles Erwähnung zu tun. In der hochkonzentrierten Rohrzuckerlösung von 50% treten plasmolytische Erscheinungen folgender Art auf. An den völlig geschrumpften Fäden beobachtet man hier und da in ziemlich regelmäßigen Abständen von etwa 4—5 μ schmale helle Streifen von meßbarer Breite (z. B. 1,9—2,6 μ gemessen), die in einem spitzen Winkel verlaufen. Diese Streifen erweisen sich bei näherem Zusehen als die fortlaufende Aufeinanderfolge von abgehobenen Protoplasten in den einzelnen Zellen. In einigen bestimmten Fällen habe ich die Winkel zwischen der Richtung der Querwände und den hellen Streifen gemessen. Sie betrugen 61—80°, Winkelgrößen, wie sie in anbetracht der unregelmäßigen Schrumpfung des Fadens nicht beständiger sein können. Auch diese Erscheinung ist nicht klar zu deuten. Erinnern die Winkel aber nicht an die ähnlichen Werte, welche für den Steigungswinkel des Expansionsrisses der Membran infolge Behandlung mit konzentrierter Schwefelsäure mitgeteilt wurden (vgl. S. 384)? Möglich wäre es, daß, wie dort durch die starke Expansion, hier durch die heftige Kontraktion ein Riß entsteht oder vorbereitet wird, wodurch dem Plasmolytikum schnellerer Zugang gewährt wird.

2. Osmotische Kontraktionen.

a) Methodik.

Alle folgenden Versuche wurden aus technischen Gründen nicht unter dem Deckglas ausgeführt. Einmal deshalb nicht, weil während des Durchsaugens der Lösung der betreffende Faden weg-

schwimmt, während dieser Ortsveränderung er schlecht gemessen und nicht schnell genug wieder gefunden, zum anderen nicht, weil der Zeitpunkt des Herantretens der Lösung nur ungenau bestimmt werden kann. Besser erscheint es da, mit einem offenen Tropfen zu arbeiten. Die Oscillarie, welche hierin ruht, wird infolge schnellen Hinzutröpfelns des Osmotikums meist nur wenig verschoben. Die — nunmehr allerdings verdünnte — Lösung umspült mit dem gleichen Augenblick den Faden. Nachteile dieser Methode sind freilich die, daß man bei stärkeren Vergrößerungen nicht zu messen vermag und, weil notwendigerweise die innige Mischung der Tropfen in der kurzen Zeit nicht erfolgt sein kann, es unsicher ist, wieviel der feinere Grad der Lösungskonzentration für die Oscillarie beträgt. Doch glauben wir die Nachteile in anbetracht der erzielten Ergebnisse gering einschätzen zu dürfen.

Bei den nachfolgenden Untersuchungen ist schnelles und sicheres Messen der Fadenlänge erforderlich. Dies kann nur an sehr kurzen Fäden oder Fadenstücken geschehen, welche dieselbe oder geringere Ausdehnung als der im Okular gesehene Maßstab besitzen. Da kurze Ganzfäden selten sind, wurden immer Fadenbruchstücke hergestellt. Der Verlauf jedes Versuches war folgender: eine Anzahl frisch aus der Kultur entnommener *Oscillatoria Jenensis* legte ich in ein Uhrgläschen mit destilliertem Wasser, worin sie mindestens 1 Stunde zu verweilen hatten. Alsdann fischte ich mit einer Nadel einen einzelnen Faden heraus und übertrug ihn schnell in einen kleinen Tropfen destillierten Wassers auf den Objektträger. Hierin zerstückelte ich mit einem Rasiermesser die Oscillarie in hinreichend große Fadenlängen. Darauf mindestens 5 Minuten weiteres Verweilen im gleichen Wassertropfen. Dann wird das ausgewählte Fadenstück gemessen und mehrere Minuten hindurch auf die Beständigkeit seiner Länge geprüft. Es werden zwei kleine Tropfen der zu untersuchenden Lösungen, welche zusammen etwa so groß wie der Wassertropfen auf dem Objektträger sind, aus einer Glaskapillare dem Wassertropfen schnell zugefügt, damit geschwind die Länge des Fadens weiter gemessen und in regelmäßigen Zeitabständen aufgezeichnet werden kann.

Für die Methodik ist es wichtig zu wissen, daß der Aufenthalt in destilliertem Wasser an sich schon einen verändernden Einfluß auf die Längenausdehnung eines Fadenbruchstückes hat. Eine Reihe von 9 Versuchen belehrte mich, inwieweit dies der Fall ist. (Verwendet wurde hier, wie in allen Versuchen dieses Abschnitts, in Glas destilliertes Wasser.)

Versuch 1. 33 lang. Nach 9 Minuten dieselbe Länge. Nach 35 Minuten um 2,3 %, nach 2 Stunden um 3,8 %, nach 4 Stunden 29 Min. um 4,5 %, nach 4 Stunden 36 Min. um 4,5 % kontrahiert.

Versuch 2. 19½ lang. Nach 12 Minuten dieselbe Länge, nach 1 Stunde 22 Min. um 1,3 %, nach 4 Stunden 1 Min. um denselben Betrag kontrahiert, desgleichen nach 23 Stunden 22 Min.

Versuch 3. 21 lang. Nach 11 Minuten dieselbe Länge. Nach 4 Stunden 7 Min. um 4,8 %, desgleichen nach 23 Stunden 35 Min. kontrahiert.

Versuch 4. 29 lang. Nach 7 Minuten dieselbe Länge. Nach 11 Min., desgleichen nach 19 Min. um 0,9 %, nach 1 Stunde 7 Min. um 2,6 %, nach 3 Stunden 43 Min. um 4,3 %, nach 23 Stunden 32 Min. um 6 % kontrahiert.

Versuch 5. 26½ lang. Nach 7 Minuten dieselbe Länge. Nach 10 Min. um 1,9 %, desgl. nach 17 Min., nach 1 Stunde 7 Min. um 4,7 %, nach 3 Stunden 43 Min. um 7,5 %, nach 23 Stunden 30 Min. um denselben Betrag kontrahiert.

Versuch 6. 23¾ lang. Nach 11 Minuten dieselbe Länge, desgleichen nach 3 Stunden 15 Min.

Versuch 7. 14½ lang. Nach 11 Minuten dieselbe Länge, desgleichen nach 3 Stunden 14 Min.

Versuch 8. 47 lang. Nach 2, 4, 6, 9 Minuten dieselbe Länge. Nach 2 Stunden 48 Min. um 0,5 % kontrahiert.

Versuch 9. 36 lang. Nach 2, 4, 6, 9 Minuten, desgleichen nach 3 Stunden 12 Min. die ursprüngliche Länge.

Ergebnis. Nach 7—12 Minuten sind keine Kontraktionen eingetreten, nach etwa 4 Stunden solche von 1,3 bis 7,5 %, die sich im Laufe von etwa 24 Stunden gar nicht oder nur wenig verstärken. 3 mal sind Kontraktionen ganz ausgeblieben.

Die im Laufe der Zeit bemerkbare Verminderung der Turgeszenz, also die Verkürzungen sind Symptome geschwächter Lebenskraft. Sie leiten den Absterbeprozeß ein. Nach 3 Tagen sieht man etwa 95 %, nach 4 Tagen beinahe 100 % der Fadenstücke grün verfärbt; diese haben die wasserlöslichen Schizophyceenfarbstoffe verloren und sind tot. Intakte Fäden sterben in destilliertem Wasser ungleich langsamer, worauf ich schon früher hingewiesen habe (S. 373). Um so wertvoller ist für die Beweiskraft der zu besprechenden Versuche über osmotische Kontraktion, daß zwischendurch — und zwar mit demselben Ergebnis — gelegentlich auch ein kurzer Ganzfaden genau geprüft werden konnte. Tödliche Wirkung hat auf die Humusboden bewohnende *O. Jenensis* auch Brunnenwasser (jedenfalls Leitungswasser der Stadt Halle). Dies scheint weniger giftig zu sein. Es konnte dementsprechend während mindestens 12 Stunden keine Längenveränderung der Fadenbruchstücke bemerkt werden.

Für unsere Versuchsanordnung ergibt sich aus Vorstehendem, daß an den Fadenbruchstücken, wenn sie in destilliertem Wasser

liegen, innerhalb von wenigstens 7 Minuten Kontraktionen nicht feststellbar sind.

Ferner wurde die Wirkung des Auftropfens aus der Glaskapillare studiert. Es kommen dabei mechanische Verschiebungen des Fadens vor, die ihn aus der wagerechten Lage herausbringen. Solche leicht erkennbaren Fälle, die an sich selten sind, weil meist der Faden von selber in die wagerechte, als die normale Ruhelage zurückkehrt, scheiden aus. Im übrigen habe ich unter 45 Auftropfversuchen nur 2 mal zweifelhafte Kontraktionen von 0,6 bis 0,9 % zu verzeichnen gehabt. Daß andererseits 11 Expansionen von 1,3 bis 2 % Ausmaß darunter vorgekommen sind, habe ich schon im vorigen Abschnitt mitgeteilt.

Weitere Bemerkungen: In den folgenden Versuchsberichten sind der besseren Übersicht halber alle Längen der Fäden bezw. Fadenbruchstücke auf eine Anfangslänge von je 100 Einheiten umgerechnet worden. Die Ziffer der Lösungskonzentration bedeutet, daß in der Lösung tatsächlich die Konzentrationszahl enthalten ist (Beispiel: 10 % Saccharose = 10 g Saccharose + 90 g dest. Wasser). Die verwendete Saccharose ist reinste Substanz aus der Fabrik von E. Merck (Darmstadt).

b) Versuche mit Saccharose.

α) Der Ablauf der Kontraktion.

Das Bemerkenswerteste an der osmotischen Kontraktion, und zwar sowohl mit Rohrzucker wie mit anderen osmotischen Stoffen, ist ihr geschwinder Ablauf. Sie beginnt nach dem Hinzufügen der osmotisch wirksamen Lösung so schnell, daß bei der geschilderten Versuchsanordnung der Zeitpunkt ihres Anfangs nicht festgestellt und der Kontraktionswert in den allermeisten Fällen erst nach Verlauf der ersten 30 Sekunden abgelesen werden kann. Statt weiterer Worte darüber seien einige Beispiele herausgegriffen (1′ = 1 Zeitminute):

2 % Saccharose.

1. Ursprüngliche Länge: 100. Von 0—7′: 100. Um 7½′: Saccharose! 8′: 98,1; 9′: 98,1; 10′: 98,1; 12′: 98,1; 16′: 98,1.
2. Ein anderer Fall, wo die Kontraktion ausnahmsweise langsamer verläuft, wie dies — gegenüber höheren Konzentrationen — bei 2 % allerdings öfter geschieht: Ursprüngliche Länge: 100. Von 0—5′: 100. Um 5½′: Saccharose! 6′: 98,4; 7′: 97,8 usw.

5 % Saccharose.

3. Ursprüngliche Länge: 100. Von 0—5′: 100. Um $5^1/_2$′: Saccharose! 6′: 90,4; 7′: 90,4; $7^1/_2$′: 90,4 usw.

10 % Saccharose.

4. Ursprüngliche Länge: 100. Von 0—5′: 100. Um $5^1/_2$′ Saccharose! 6′: 82,4; 7′: 82,8 usw.

20 % Saccharose.

5. Ursprüngliche Länge: 100. Von 0—5′: 100. Um $5^1/_4$′: Saccharose! 6′: 79,6; 7′: 80,8 usw.

30 % Saccharose.

6. Ursprüngliche Länge: 100. Von 0—7′: 100. Um 8′: Saccharose! $8^1/_2$′: 73,6; $9^1/_2$′: 76,4 usw.

40 % Saccharose.

7. Ursprüngliche Länge: 100. Von 0—13′: 100. Um $13^1/_2$′: Saccharose! 14′: 63,0; 15′: 69,0 usw.

50 % Saccharose.

8. Ursprüngliche Länge: 100. Von 0—6′: 100. Um $6^1/_2$′: Saccharose! $6^3/_4$′: 69,0; $7^1/_4$′: 61,0; $8^3/_4$′: 62,8 usw.

Die bei 2 proz. Saccharoselösung zuweilen zu beobachtende langsame Kontraktion ist bemerkenswert. Sie dürfte aus der geringeren Differenz zwischen dem osmotischen Werte der Lösung und der Oscillarienzelle zu erklären sein. In allen übrigen Fällen ist die Kontraktion nach Verlauf von $^1/_2$ Minute bereits beendet.

β) Konzentrationsgrad und Kontraktionsbetrag.

Aus obigen Zahlenbeispielen wird deutlich, daß der Grad der Kontraktion des Oscillarienfadens von der Höhe der Saccharosekonzentration abhängt. Ich will dies hier weiter erläutern. Nachfolgende geordnete Werte haben sich aus einer Reihe von Versuchen ergeben und stellen die Kontraktionen dar, die auf je ein Fadenstück bezw. einen Gesamtfaden von der Einheitslänge 100 umgerechnet sind (sind also Prozentzahlen der Kontraktion). Obgleich ich auf die Temperaturen geachtet habe, ließ ich die Frage unberücksichtigt, ob eine Abhängigkeit von der Temperatur besteht.

Konzentration: 1,5 % (= 0,044 Mol). Temperatur: 13°.
1,16; 1,36; 2,22; 2,32; 2,58. Im Mittel: 1,92.

Konzentration: 2,0 % (= 0,058 Mol). Temperaturen: 13, 15 und 18°.
1,50; 1,54; 1,54; 1,56; 1,62; 1,82; 1,88; 2,66; 4,04; 4,64. Im Mittel: 2,28.

Konzentration: 5 % (= 0,146 Mol). Temperatur: 16°.
7,36; 7,82; 9,52; 10,96. Im Mittel: 8,91.

Konzentration: 10 % (= 0,292 Mol). Temperaturen: 13 und 16°.
15,60; 17,54; 17,54; 19,42. Im Mittel: 17,52.

Konzentration: 20 % (= 0,584 Mol). Temperaturen: 13,5 und 14°.
19,38; 24,04. Im Mittel: 21,71.

Konzentration: 30 % (= 0,876 Mol). Temperaturen: 14 und 15°.
26,34; 26,98. Im Mittel: 26,66.
Konzentration: 40 % (= 1,168 Mol). Temperatur: 15°.
28,00; 37,10. Im Mittel: 32,55.
Konzentration: 50 % (= 1,460 Mol). Temperaturen: 10 und 12°.
33,50; 38,26. Im Mittel: 35,88.

Die Abhängigkeit des Kontraktionswertes vom Konzentrationsgrad der Rohrzuckerlösung ist in nachfolgender Fig. 2 graphisch zur Darstellung gebracht. Die Kurve zeigt einen steilen Anstieg bis 10 % Saccharose, darauf ein allmähliches weiteres Ansteigen.

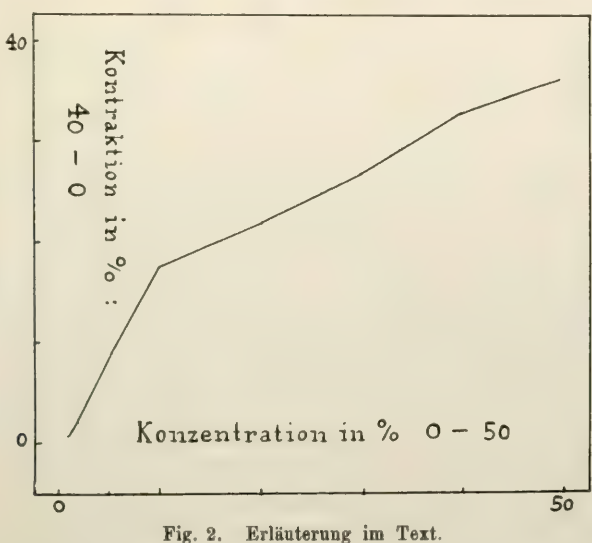


Fig. 2. Erläuterung im Text.

γ) Bestimmung der Grenzkonzentration.

Eine 1,5 proz. Rohrzuckerlösung entwickelt, da von nur 0,044 molarem Gehalt, wie leicht zu errechnen ist, den geringfügigen osmotischen Druck von 0,98 Atmosphäre. Es ist erstaunlich, daß sie noch genügt, in allen erprobten Fällen osmotische Kontraktion hervorzurufen, und eine reizvolle Aufgabe, daraufhin einmal die untere Grenzkonzentration des Rohrzuckers für diesen Vorgang festzustellen.

Mit 1 proz. Zuckerlösung war gerade noch eine winzige Kontraktion nachzuweisen, wie aus folgendem Versuchsbericht hervorgeht.

1 $^0/_0$ Saccharose (= 0,029 Mol).

1. Ursprüngliche Länge: 100. Von 0—5′: 100. Um $5^1/_2$′: Saccharose! 6′: 100; 8′: 99; 10′: 98,5; 13′: 98. Seit der Einwirkung der Lösung erste Kontraktion nach $2^1/_2$′ = 1 $^0/_0$. Später, nach $4^1/_2$′ = 1,5 $^0/_0$, nach $7^1/_2$′ = 2 $^0/_0$.
2. Ursprüngliche Länge: 100. Von 0—5′: 100. Um $5^1/_2$′: Saccharose! 6′: 100; 7′: 100; 8′: 100; 9′: 99,5; 13′: 99,3; 15′: 99. Wie unter 1.: erste Kontraktion nach $3^1/_2$′ = 0,5 $^0/_0$. Später, nach $7^1/_2$′ = 0,8 $^0/_0$, nach $9^1/_2$′ = 1 $^0/_0$.
3. Ursprüngliche Länge: 100. Von 0—5′: 100. Um $5^1/_2$′: Saccharose! Von 6—16′: Länge 100. Also Kontraktion = 0 $^0/_0$.
4. Ursprüngliche Länge: 100. Von 0—5′: 100. Um $5^1/_2$′: Saccharose! 6′: 100; 7′: 99,4; 9—11′: 99,4; 15′: 98,7. Wie unter 1.: erste Kontraktion nach $1^1/_2$′ = 0,6 $^0/_0$. Später, nach $9^1/_2$′ = 1,3 $^0/_0$.
5. Ursprüngliche Länge: 100. Von 0—5′: 100. Um $5^1/_2$′: Saccharose! 6′: 100; 7′: 99,6; 8′: 99,6. Wie unter 1.: erste Kontraktion nach $1^1/_2$′ = 0,4 $^0/_0$.
6. Ursprüngliche Länge: 100. Von 0—$4^1/_2$′: 100. Um 5′: Saccharose! 6′: 100; 7′: 100; 9′: 99,3; 11′: 99,3. Erste Kontraktion = 0,17 $^0/_0$ nach 4′.

Bemerkung: Vergleichsweise wurden Versuche mit dest. Wasser ohne Erfolg angestellt.

Das verhältnismäßige späte Auftreten der ersten Kontraktion dürfte wie bei den Versuchen mit 2proz. Saccharoselösung bedingt sein. Zum Teil ist die Verzögerung andererseits auch nur scheinbar. Denn es lassen sich solche winzigen Längenunterschiede bei der angewendeten Vergrößerung mit Sicherheit erst von einem gewissen Betrage ab messen. Darum ist es unmöglich, die Genauigkeit der Grenzkonzentrationsbestimmung noch weiter zu treiben. Prüfungen in Lösungen von 0,46, 0,11, 0,055 $^0/_0$ usw. waren denn auch ergebnislos. Wieviel die Kontraktion bei 1 $^0/_0$ beträgt, ist nur andeutungsweise zu sagen. In mehreren Fällen nimmt sie, wie oben zu sehen, im Laufe der Minuten zu, allein in einer Zeitspanne, in welcher ohnehin meßbare Kontraktionen stattfinden würden, wie die Vorversuche zur Methodik gelehrt haben. Will man das erste Anzeichen einer Kontraktion um $^1/_2$ bis 4 Minuten nach dem Zeitpunkt des Auftropfens zugrunde legen, so hätten wir bei 1 $^0/_0$ Saccharose Kontraktionen vom Ausmaß 0—1 $^0/_0$, im Durchschnitt 0,5 $^0/_0$, zu verzeichnen.

δ) Permeabilität und Turgorregulation.

Bisher wurde nur eine Seite des osmotischen Verhaltens betrachtet: die Kontraktion. Mit ihr ist aber in unseren Versuchen der rückläufige Vorgang, die Wiederausdehnung des Oscillarienfadens, unmittelbar verknüpft, so daß Kontraktion und Expansion ohne Zwischenpause aufeinander folgen. Dies sei an einem Beispiel erläutert:

2 % Saccharose. Temperatur: 16°. Ursprüngliche Fadenlänge: 100. Von 0—5′: 100. Um 5′: Saccharose! Darauf folgender Kontraktionsablauf: 5½′: 98,5; 6′: 97,9; 10′: 98,5; 13′: 99,0; 15′: 99,0; 20′: 100; 30′: 100. In Worten: ½′ nach Einwirkung des Kontraktionsmittels wird eine Verkürzung von 1,5 % gemessen; diese Verkürzung nimmt im Laufe von 1½′ bis 2,1 % zu. Alsdann beginnt der umgekehrte Vorgang, so daß nach 5′ (vom Zeitpunkt des Einwirkens der Lösung ab) nur wieder 1,5 % Kontraktion, nach 8′ 1 % Kontraktion und schließlich nach 15′ die ursprüngliche Länge festgestellt wird.

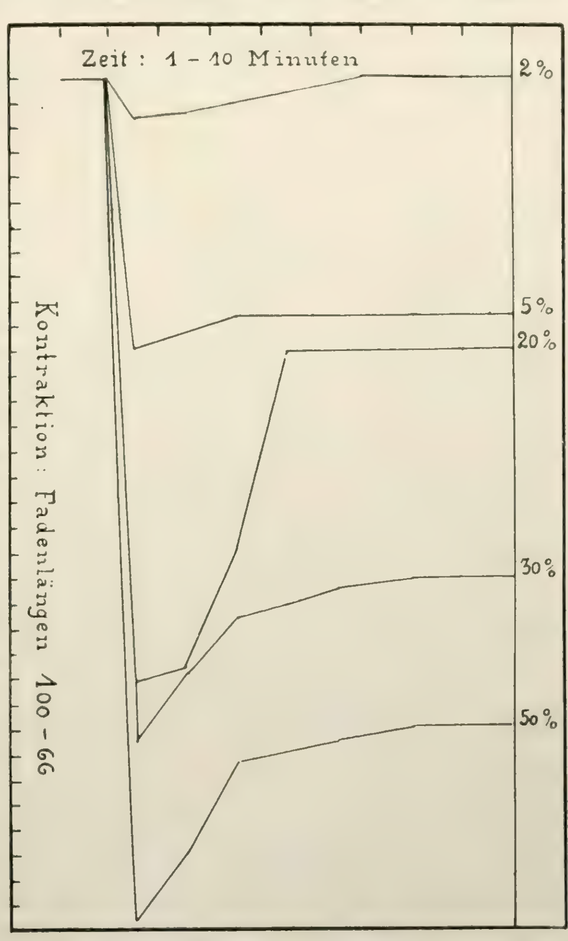


Fig. 3. Kontraktionskurven für Saccharose, 2—50 %. Erläuterung im Text.

Bei höheren Lösungsprozenten dehnt sich der Faden in bezug auf seine ursprüngliche Länge bedeutend langsamer aus. Schon bei 5 % Saccharose — Stufen zwischen 2 und 5 % habe ich nicht geprüft — ist dies auffällig zu sehen. Statt einzelner Versuchsberichte will ich aus der großen Zahl von Versuchen einige Ergebnisse in Gestalt beliebig gewählter Kurven wiedergeben, deren Erklärung weniger Worte bedarf (s. Fig. 3).

Da alle Versuche, wie früher, auf eine ursprüngliche Länge des Fadens von 100 Einheiten bezogen wurden, steigen von einer Horizontalen (= der konstanten ursprünglichen Fadenausdehnung) alle Kurven gemeinsam von demselben Punkte (= wo die Zuckerlösung zugeführt wurde) steil nach unten ab, und zwar je nach der Lösungskonzentration, verschieden weit. Ebenso ist überall der

aufsteigende Ast, also der Ausdruck für die Expansion, gemeinsam. Die Kurven erreichen abermals eine wagerechte Gerade. Diese ist bei der 2proz. Saccharose wieder die ursprüngliche Horizontale. In allen anderen Fällen läuft sie parallel damit, d. h. die Expansion wächst nicht bis auf den Anfangswert der Fadenlänge an.

Hieraus darf man weder auf ein gegensätzliches Verhalten zwischen der 2proz. und den höher konzentrierten Lösungen schließen, noch auf eine absonderliche Permeabilität des Oscillarienplasmas für das große Molekül der Saccharose. Denn eine Turgorregulation liegt hier überhaupt nicht vor. Der Wiederanstieg der Kurven erklärt sich zwanglos aus der Besonderheit der zugrunde liegenden Versuche. Erinnern wir uns, daß beim Auftropfen der zu prüfenden Lösung unmöglich im gleichen Augenblick eine vollständige Mischung mit dem Tropfen destillierten Wassers geschehen kann, in welchem die Oscillarie liegt. Auch nach $^1/_2$ Minute, während deren die kräftige Kontraktion des Oscillarienfadens vor sich geht, ist die Vermischung beider Flüssigkeiten nicht beendet. Obschon die Kontraktionswerte wegen der stets gleichen Handhabung der einzelnen Versuche sich dennoch vergleichen lassen, ist selbstverständlich die feinere zahlenmäßige Abhängigkeit zwischen Kontraktion und Lösungskonzentration festzustellen unmöglich. Hierbei mögen auch noch die mechanischen Spannungsverhältnisse in einem Tropfen und die je nach der Lage des Oscillarienfadens verschieden an ihn herantretenden Lösungsschlieren eine Rolle spielen.

Die Expansion der Oscillarie ist das Anzeichen für die weiter fortschreitende Vermischung von destilliertem Wasser und den Schlieren der Zuckerlösung. Die Zellen, welche vorher wasserärmer geworden und mit der sie unmittelbar umgebenden Lösung ausgeglichen waren, ziehen jetzt ihrerseits Wasser aus der inzwischen verdünnten Lösung herein. Mit dem Augenblick, wo der aufsteigende Ast der Kurve zur Wagerechten übergeht, ist jene endgültige Mischung und der osmotische Ausgleich praktisch erfolgt, also seit der Zuführung der Lösung — wenn wir alle geprüften Fälle zugrunde legen wollen — in $2^1/_2-6$ Minuten. Es ist verständlich, daß die Expansionswirkung bei den Versuchen mit höherer Konzentration größer als bei denjenigen mit niederer ausfallen, da der osmotische Unterschied zwischen Zuckerschlieren und destilliertem Wasser mit der Konzentration der ersteren wächst.

Der veränderliche Längenzustand des Oscillarienfadens ist ein Gradmesser für die osmotischen Verhältnisse der Umgebung. Ver-

möge ihres geringfügigen Innendruckes (vgl. diesen Abschnitt unter c δ) reagiert die Alge auf die feinsten osmotischen Schwankungen. So ist es zu verstehen, daß bei nicht völlig gemischtem Tropfen aus destilliertem Wasser und irgend einer osmotischen Lösung die geringsten — z. B. die durch Berührung der Oberfläche des Tropfens hervorgerufenen — Bewegungen Kontraktionen oder Expansionen zur Folge haben. Am deutlichsten werden diese Dinge illustriert, wenn ein in — beispielsweise 10 % — Saccharose kontrahierter Faden sich beinahe im gleichen Augenblicke ausdehnt, wo die Zuckerlösung durch destilliertes Wasser ersetzt wird. Das Diagramm in Fig. 4 veranschaulicht den Vorgang. So geschwind wie zuvor die Kontraktion erfolgte, wird diese auch rückgängig gemacht. In weniger als 1/2 Minute ist die normale Fadenlänge nahezu wieder erreicht.

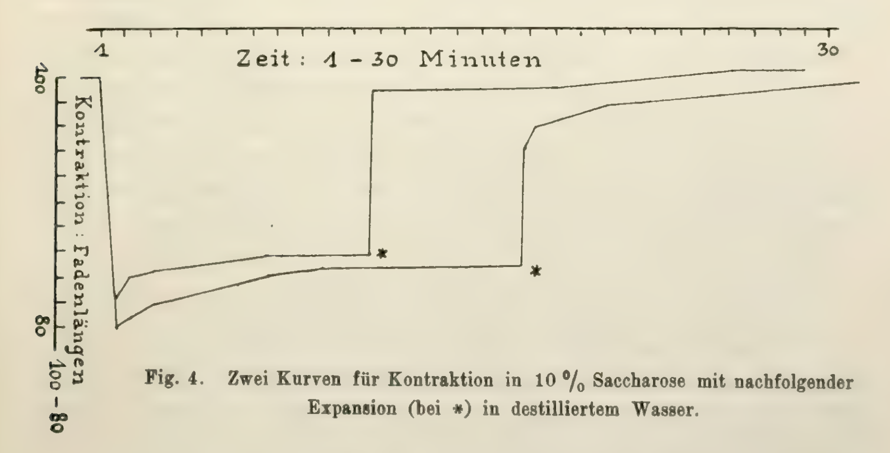


Fig. 4. Zwei Kurven für Kontraktion in 10 % Saccharose mit nachfolgender Expansion (bei *) in destilliertem Wasser.

Was das Permeieren des Rohrzuckers und die damit verbundene Turgorregulation betrifft, so geschieht beides nachweislich viel später. Erst nach über 1/4 Stunde erfolgt eine neue, diesmal ganz allmähliche Expansion infolge des Eintritts der Zuckerlösung in die Zellen des Oscillarienfadens. Hierfür folgendes Beispiel aus einem Versuch mit 10 % Saccharose, bei dem, abweichend von der bisherigen Versuchsmethode, die nachträgliche Vermischung zwischen destilliertem Wasser und Lösung vermieden ist:

Temperatur: 18°, ganzer Faden von der ursprünglichen Länge 100 wird aus destilliertem Wasser in 10proz. Saccharoselösung übertragen und nach 2 Minuten gemessen: Länge 90,6. Nach 11′: 88,7; 12′: 88,7; 18′: 88,3; 22′: 88,3; 27′: 88,7; 32′: 88,7; 37—51′: 88,7. — Nach 2 h 6′: 90,6; 2 h 12′: 90,6. — Nach 18 h 26′: 94,4; 18 h 31′: 94,4 usw. — Nach 25 h 52′: 95,7; 25 h 57′: 95,7 usw. — Nach

42^h: 95,7 usw. — Nach 49^h: 96,2 usw. — Nach 67^h: 98,1 usw. Der Faden ist am Schlusse der Beobachtungen lebendig.

Ergebnis: Das Permeieren des 10proz. Rohrzuckers ist erst nach Ablauf von 22 bis 28 Minuten nachzuweisen. Die Regulation des Turgors geht sehr langsam vor sich und ist selbst nach 67 Stunden noch nicht ganz vollendet.

c) Versuche mit anderen Lösungen.

Nachdem Vorstudien sichergestellt hatten, daß auch andere Lösungen Kontraktionen bewirken, mußte das Ziel sein, die Grenzkonzentrationen auch dieser Lösungen für die Kontraktion zu bestimmen. Ich habe mich auf Lösungen von Kaliumnitrat, Chlornatrium und Harnstoff beschränkt. Die Kontraktion selber läuft wie im Rohrzuckertropfen ab. Schon nach 1/2 Minute ist der jeweils höchste Grad der Kontraktion erreicht. Darauf beginnt ein Wiederausdehnen bis zu einer gewissen Länge, die weit unter der Normallänge des Fadens liegt, ein Vorgang, der wie beim Rohrzucker durch den Ausgleich der Lösung mit dem ursprünglichen Wassertropfen bedingt ist. In diesem so erreichten Kontraktionszustande verharrt die Oscillarie etwa 1/4 Stunde, um alsdann infolge des Permeierens der Lösung langsam sich auszudehnen. Um Raum zu sparen, lasse ich genaue Versuchsberichte beiseite.

α) Kaliumnitrat.

Lösungen von Kaliumnitrat ergeben folgendes: ein 1proz. Lösungstropfen erzielt eine starke Kontraktion, 0,1proz. keine. Die Kontraktionswerte für einige Abstufungen zwischen beiden Flüssigkeiten sind im Mittel:

1 % (isotonisch mit 5,2 % = 0,152 Mol Rohrzucker): Kontraktion 9,0 %.
0,330 % (isotonisch mit 1,78 % = 0,052 Mol Rohrzucker): Kontraktion 1,4 %.
0,185 % (isotonisch mit 1 % = 0,029 Mol Rohrzucker): Kontraktion 0,9 %.
0,103 % (isotonisch mit 0,55 % = 0,016 Mol Rohrzucker): Kontraktion 0,0 %.

Bei 0,18 % treten in allen Fällen Kontraktionen (0,6—1,7 %) ein. Die Grenzkonzentration liegt also etwas unterhalb dieses Wertes, der mit 1 % = 0,029 Mol Rohrzucker isotonisch ist.

β) Chlornatrium.

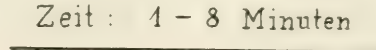
In 0,1proz. Lösung NaCl erzielte ich in nur 50 % der Versuche Kontraktionen, in 0,5proz. Lösung dagegen in allen Versuchen. Die Kontraktionswerte sind je im Mittel folgende:

0,5 % (isotonisch mit 4,67 % = 0,136 Mol Rohrzucker): Kontraktion 7,8 %.
0,214 % (isotonisch mit 2 % = 0,058 Mol Rohrzucker): Kontraktion 3,5 %.
0,107 % (isotonisch mit 1 % = 0,029 Mol Rohrzucker): Kontraktion 1,7 %.
0,060 % (isotonisch mit 0,56 % = 0,016 Mol Rohrzucker): Kontraktion 0,0 %.

Also liegt für Chlornatrium die Grenzkonzentration bei etwa 0,107 %, die mit 1 % = 0,029 Mol Rohrzucker isotonisch ist.

γ) Harnstoff.

Daß Harnstoff sich infolge seiner bekannten hohen Permeierfähigkeit anders als die bisher besprochenen Stoffe verhalten würde, war zu erwarten. Die Grenzkonzentration liegt tatsächlich viel höher als bei jenen. Versuche mit Lösungen unter 0,35 % Harnstoff, die einem Rohrzuckerwert von 2 % entsprechen, blieben ergebnislos. Jedenfalls sind Kontraktionen ½ Minute nach dem Hinzufügen der beiden Tropfen nicht oder nicht mehr zu sehen. Sonst gehen die Kontraktionen in den angewandten Konzentrationen (bis 1 %) geschwind auf die ursprüngliche Länge des Fadens zurück, was sich aus dem schleunigen Eintritt der Harnstofflösung in die Zellen erklärt. Das beigegebene Diagramm (Fig. 5), gewonnen aus Versuchen mit 1 % Harnstoff, erläutert dies am besten. Im übrigen ist auch hier der Grad der Kontraktion von der Lösungskonzentration abhängig.



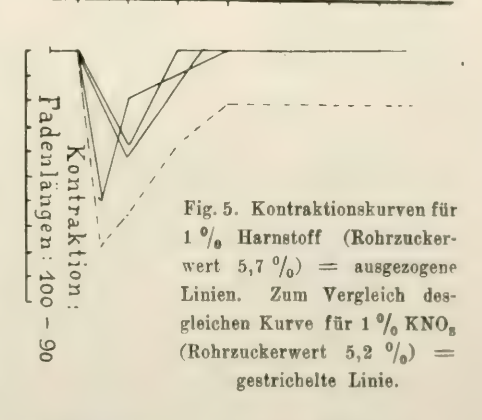


Fig. 5. Kontraktionskurven für 1 % Harnstoff (Rohrzuckerwert 5,7 %) = ausgezogene Linien. Zum Vergleich desgleichen Kurve für 1 % KNO_3 (Rohrzuckerwert 5,2 %) = gestrichelte Linie.

1 % (isotonisch mit 5,70 % = 0,166 Mol Rohrzucker): Kontraktion 4,4 %.
0,5 % (isotonisch mit 2,85 % = 0,083 Mol Rohrzucker): Kontraktion 1,8 %.
0,35 % (isotonisch mit 2 % = 0,058 Mol Rohrzucker): Kontraktion 0,6 %.

Hierzu ist zu bemerken, daß schon bei 0,5 % Harnstoff nur in ⅔ der Versuche Kontraktionen zu verzeichnen waren, bei 0,35 % sogar nur in ⅕ der Versuche. Obige mittlere Kontraktionswerte sind unter Weglassung der 0-Werte errechnet.

Die Grenzkonzentration für die Kontraktion des Oscillarienfadens ist also für Harnstoff bei etwa 0,5 % zu setzen.

δ) Ergebnis.

Die Mittelzahlen aus den Kontraktionswerten, welche man in Lösungstropfen von Rohrzucker, Kaliumnitrat und Chlornatrium nach der angewendeten Methode erhält, lassen sich aufsteigend in eine Reihe ordnen, was nachfolgend geschieht. In der ersten Säule stehen, in Prozenten der ursprünglichen Länge des Oscillarienfadens ausgedrückt, die Kontraktionszahlen, in der zweiten die Lösungsprozente der osmotischen Stoffe, in der dritten, um einen Vergleich zu ermöglichen, deren Rohrzuckerwerte. Die Stoffe wechseln wahllos ab; ihre Stellung ist lediglich bedingt durch die jeweilige mittlere Kontraktionszahl, die aus meinen Versuchen berechnet wurde. Auch der Harnstoff ist mit aufgenommen; seine Werte fallen aus den Reihen heraus, sie finden sich unten eingeklammert.

Kontraktion	Stoff		Rohrzuckerwert in %
0,0	KNO_3	0,103	0,55
(0,6)	Harnstoff	0,35	(2,0)
0,6	Saccharose	1,00	1,00
0,9	KNO_3	0,185	1,00
1,4	"	0,330	1,78 *)
1,7	NaCl	0,107	1,00
(1,8)	Harnstoff	0,5	(2,85)
1,92	Saccharose	1,5	1,50
2,28	"	2,0	2,00
3,5	NaCl	0,214	2,00
(4,4)	Harnstoff	1,0	(5,7)
7,8	NaCl	0,5	4,67
8,9	Saccharose	5,0	5,0
9,0	KNO_3	1,0	5,2

Nur der Rohrzuckerwert für die Kontraktion 1,4 = 1,78 % (vgl. *) fällt aus der Ordnung heraus. Da für eine genauere vergleichsweise Betrachtung der obigen Stoffe zu wenig Versuche angestellt worden sind — eine Aufgabe, die außerhalb des gesteckten Rahmens vorliegender Arbeit liegt —, dürfen wir auf Einzelheiten in der Tabelle nicht eingehen. Daß überhaupt die Rohrzuckerwerte der verschieden starken Lösungen von Salpeter, Kochsalz und von Rohrzucker sich nach den Ausmaßen der Kontraktion ordnen lassen, beweist die rein osmotische Natur der Kontraktion. Verständlicher wird dies noch durch den Vergleich der gewonnenen Grenzkonzentrationen. Sie liegen bei etwa 1 % Saccharose, 0,185 % Kaliumnitrat und 0,107 % Chlornatrium, bezw. um ein Geringes

niedriger, Werte, die mit 1 % oder 0,029 molarer Rohrzuckerlösung isotonisch sind.

Die Kontraktionen der Oscillarien in osmotisch wirksamen Lösungen sind also der Plasmolyse pflanzlicher Gewebe mit starren Zellhäuten gleichzusetzen. Obige Werte für die Grenzkonzentration sind nun ganz auffällig gering. Sie stehen ohne Vergleich im Pflanzenreich da. Nur unbehäutete Zellkörper haben ähnliche osmotische Werte aufzuweisen. So findet Vouk (S. 30 ff.) für die Plasmodien der Myxomyceten etwa 0,01 Mol Rohrzucker, und für Infusorien *(Paramaecium)* gibt Balbiani (nach Vouk, S. 33) 0,05—0,08 Mol Rohrzucker als die Grenzkonzentration an. Diese Tatsache dürfte von Bedeutung für das Verständnis des Bewegungsmechanismus sein. Der Atmosphärendruck in der Oscillarienzelle beträgt nicht mehr als 0,65 Atmosphäre (= 0,029 Mol Rohrzucker) oder weniger. Das bedeutet aber, daß für die völlig turgeszenten Zellen sehr geringe Kräfte hinreichen, um ihre Gestalt und Größe zu verändern.

Zu weiterem Vergleich nachstehende Übersicht der osmotischen Werte, welche aus den Arbeiten von Bender, A. Fischer (I—IV), G. Karsten, Kotte, O. Müller, Swellengrebel, True und Vouk herausgezogen und einheitlich auf Mol-Rohrzuckerwerte umgerechnet worden sind.

Myxomyceten (Vouk, S. 30 ff.)	0,01	Mol Rohrzucker,
Oscillatoria Jenensis	0,02—0,03	„ „ ,
Infusorien (Balbiani, lt. Vouk, S. 33)	0,05—0,08	„ „ ,
Bakterien (Fischer, IV, S. 26)	0,06—0,09	„ „ ,
Trichobakterien (Fischer, I, S. 62): *Cladothrix*	0,13—0,20	„ „ ,
Crenothrix	0,20—0,27	„ „ ,
Lebermoose (Bender), thallose	0,23—0,39	„ „ ,
Riccia fluitans	0,23—1,43	„ „ ,
Diatomeen[1]) (Müller, S. 173)	0,24	„ „ ,
Chlorophyceen (True, S. 71 ff.)	0,25	„ „ ,
Hefen (Swellengrebel, S. 376)	0,37	„ „ ,
Lebermoose (Bender), foliose	0,39—0,94	„ „ ,
Rhodo- und Phaeophyceen (Kotte, S. 129/130)	0,46—0,95	„ „ ,
Laubmoose (Bender)	0,47—0,63	„ „ ,

1) Karsten (S. 152—153) erzielte unter den Diatomeen der Kieler Bucht bei *Nitzschia longissima* Plasmolyse bereits mit 0,02 Mol. Da er selber die Frage offen läßt, ob hier wirklich eine normale Plasmolyse oder eine „Reizplasmolyse" vorliegt, muß der Wert oben wegbleiben. Bei anderen Formen löste sich das Plasma zum Teil erst bei auffallend hohen osmotischen Werten ab.

d) Versuche mit 1 % Schwefelsäure.

Anders als die bisher angewandten Lösungen wirkt Schwefelsäure. Wenn schon bei kurzer Berührung mit geringprozentiger Säure ein schädigender Einfluß früher (vgl. Abschnitt II unter Methodik) nicht festgestellt werden konnte, so führt doch ein längeres Verweilen der Oscillarie sogar in 0,01 % unbedingt zum Tode. Dementsprechend ist z. B. nach 10 Minuten Einwirkung irgend eine Kontraktion nicht zu beobachten gewesen, dagegen eine solche von 9,6 % beispielsweise nach 6 Stunden. Der Faden war alsdann rosa verfärbt. 0,1 % Schwefelsäure bringt *Oscillatoria Jenensis* bereits sofort zur Kontraktion. Nach 1/2 Minute maß ich die Verkürzung von z. B. 0,7 %, nach 20 Minuten 6,8 % Kontraktion. Ist der betreffende Faden in lebendiger Bewegung, so wird diese nicht sistiert, sondern geht während dieser

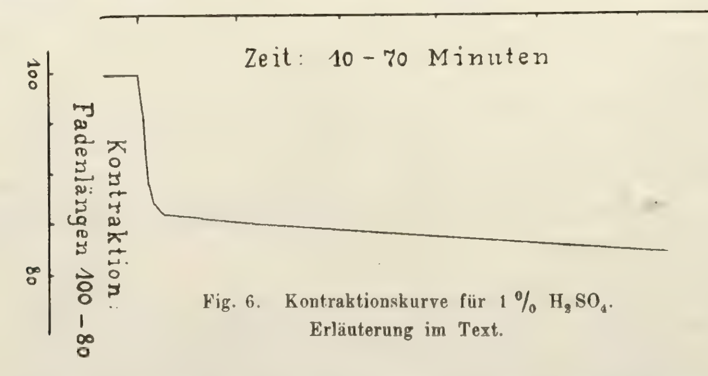


Fig. 6. Kontraktionskurve für 1 % H_2SO_4. Erläuterung im Text.

Zeit, also während des zwar langsamen, aber stetig fortschreitenden Kontrahierens unbehindert weiter. — Nach 3 1/4 Stunden ist der Faden in 0,1 % Schwefelsäure bestimmt tot. Die Verkürzung betrug in einem bestimmten Falle 17,3 % der ursprünglichen Länge.

Weil die Schritt für Schritt an Turgeszenz verlierende Oscillarie durch die Giftwirkung der Säure abstirbt, so ist natürlich ein nachträgliches Wiederausdehnen des Fadens auf eine gewisse Länge unmöglich, auch in einem Mischungstropfen, wie dieser — entsprechend der anfangs mitgeteilten Versuchsmethodik — in Versuchen mit 1 % Schwefelsäure angewandt wurde. Für die hier sich ergebende Kontraktionsfolge gebe ich ein Beispiel:

Intakter Faden. Ursprüngliche Länge: 100. Temperatur: 15°. Von 0—14 1/2′: 100. Auftropfen mit 1 % H_2SO_4! 15′: 95,9; 15 1/2′: 91,0; 16′: 89,2; 17 1/2′: 86,8; 19′: 86,2; 21′: 85,8; 26′: 84,8; 29′: 84,2; 31′: 82,8; 60′: 82,2; 85′: 81,2; 131′: 81,2. Endkontraktion: 18,8 %.

Das beigegebene Diagramm in Fig. 6 wird dies noch besser erläutern. Im übrigen betrugen in derartigen Versuchen bei einer Beobachtung von ca. 1½ Stunde die Kontraktionswerte 16,3 bis 19,6 %, im Mittel 18,1 %. Eine polare Kontraktionsrichtung konnte ich nicht feststellen.

e) Osmotische Kontraktion und Bewegung.

Ist während der osmotischen Kontraktion der aktive Bewegungsmechanismus des Oscillarienfadens tätig? Die Antwort auf diese Frage dürfte von Einfluß auf die Theorie der Oscillarienbewegung sein. Darauf abzielende Versuche wurden mit Rohrzucker angestellt. Zuvor mußte gezeigt werden, daß Rohrzucker (Saccharose puriss.) bis zu einer gewissen Lösungskonzentration von den Zellen ohne Schädigung aufgenommen wird, während die Bewegungen ungehindert weitergehen. Hierzu wurden zwei Versuchsreihen angesetzt:

1. Als Unterlage für die Bewegungen der *O. Jenensis* diente 1½ % Agargallerte, welcher gereinigter (d. h. gewässerter und ausgefaulter) Agar zugrunde lag. Auf dieser Gallerte erlahmen die Bewegungen sehr viel später als auf Rohagar-Gallerte. Der Agar erhielt Zusätze von je 5, 10, 15 % usw. in Abständen von 5 % bis hinauf zu 50 % Saccharose. (Die Prozentzahl bedeutet auch hier, wieviel Zucker in 100 g Agargallerte enthalten ist. Beispiel: 10 % = 1½ g Agar, 88½ g Wasser, 10 g Zucker.) Auf die Gallerte wurden in gewohnter Weise Oscillarienlager gebracht, um die Fäden zum Auskriechen zu veranlassen. Der Erfolg ist nach Verlauf eines Tages so deutlich, wie nach 3 Tagen: Von 15 % Saccharose ab ist keine Spur der bekannten Strahlungsfiguren zu bemerken, dagegen zeigen 0,5 und 10 % Saccharose die weithin ausgekrochenen Oscillarienfäden.

2. In gleicher Weise erhielt *O. Jenensis* als Bewegungsunterlage Agarböden von 0, 10, 12,5 und 15 % Saccharosegehalt. Nach Verlauf von 2 Tagen sind die Oscillarien bei 0 % und 10 % weit ausgewandert, z. T. bis zum Rand der Petrischale. Nach 3 Tagen ist die Zahl der bis zum Schalenrand gekrochenen Fäden größer geworden. Stichproben ergeben bei mikroskopischer Betrachtung, daß überall vorzügliche Beweglichkeit vorhanden ist. Anders bei 12,5 und 15 %: Nirgends ist eine Bewegung bemerkbar, weder makro- noch mikroskopisch.

Die Konzentrationsgrenze, bis zu welcher sich *O. Jenensis* bewegt, liegt also für Rohrzucker zwischen 10 % (= 0,29 Mol) und 12,5 % (= 0,36 Mol), so zwar, daß bei 12,5 % die Bewegung bereits aufgehört hat. Das angewandte Verfahren läßt nicht ermitteln, ob im Falle der Beweglichkeit die betreffenden Fäden kontrahiert sind. Hierzu ist erforderlich, auf Zuckerböden gebrachte Oscillarien nach Verlauf einer bedeutend kürzeren Zeit zu prüfen.

Ich konnte mich überzeugen, daß ½ Stunde nach Auflegen frischer Fäden auf 10 % Zuckeragar die Bewegungen stattfinden. Erfahrungsgemäß besteht nach Verlauf dieser Zeitspanne die osmotische Kontraktion meist noch im Umfange des Höchstmaßes. In bestimmten Fällen habe ich von Minute zu Minute, später in größeren Zeitabschnitten, gleichzeitig Kontraktionszustand und Beweglichkeit verfolgt. Dafür ein Beispiel, das zugleich zeigen dürfte, daß die Bewegungsgeschwindigkeit in 10proz. Rohrzuckerlösung im Verlauf eines Versuchs stetig zunimmt, ob aber infolge der abnehmenden Kontraktion oder der Zuckeraufnahme, bleibt unbestimmt. Folgende Tabelle setzt 17 Minuten nach dem Überführen eines Oscillarienfadens aus destilliertem Wasser auf eine 10proz. Rohrzuckergallerte ein, also mit dem Zeitpunkt, wo die Kontraktion etwa ihr Höchstmaß (11,7 % Verkürzung) erreicht hatte.

Zeit (Minuten)	Bewegungsgeschwindigkeit für die Minute (1 = 22 μ)	Kontraktion in %	Temperatur °C.
17—22	0,2	11,7	18°
22—27	0,3		
27—32	0,4	11,3	
32—37	0,2		
37—42	0,3		
54—56	2,5	9,4	19°
56—58½	2,6		
58½—60	2,6		
1106—1108	2,7	5,6	
1108—1110	3,1		
1552—1554	4,0	4,3	20°
1554—1556	3,8		

Wir dürfen sagen: In osmotisch kontrahiertem Zustande ist *O. Jenensis* bewegungstätig. Bei welchem Grade der Kontraktion die Bewegungen aussetzen, was bei Anwendung höher konzentrierter Zuckerlösungen leicht ermittelt werden könnte, darüber sind Untersuchungen von mir nicht angestellt worden. Auch in Kochsalzlösungen habe ich die Bewegungen im Zustande der Kontraktion messend verfolgt. Ob während des Kontrahierens selber der Bewegungsmechanismus weiter arbeitet, läßt sich aus technischen Gründen nicht feststellen.

Abschnitt VIII.

Zur Theorie der Oscillarienbewegung.

Schon früher (Schmid, I, II) mußten wir die von Fechner erdachte Theorie ablehnen, wonach allein die Quellungserscheinungen des Schleimes von den Apikalzellen oder ihren Stellvertretern aus die Fortbewegung einschließlich der Umkehrbewegungen bewerkstelligen sollten. Inzwischen hat Gicklhorn (S. 9—10) bei *Oscillatoria coerulescens* Gicklh. eine auffallend starke Schleimabsonderung an der Endzelle, und zwar ebenso auch an den künstlichen Endzellen gesehen, und bildet sie ab. Er glaubt, daß seine Beobachtung eine Vermittelung zwischen der Theorie von Fechner und Schmid anbahne. So beachtenswert seine Mitteilungen sind, zu der man gern erweiternde Untersuchungen wünschte, so können wir ihr eine allgemeine Bedeutung für die Aufklärung des Bewegungsmechanismus nicht zuschreiben. Gicklhorn hebt selber ausdrücklich hervor, daß er niemals bei anderen Oscillarienarten — er prüfte 10 Spezies — ähnliche polare Schleimbildungen hat auffinden können.

Neuerdings (1921) wurde eine andere Theorie bekannt gemacht, welche den Zoologen Prell zum Verfasser hat. Dieser hat keine neuen Untersuchungen experimenteller oder beobachtender Natur angestellt; seine rein hypothetischen Ausführungen stützen sich besonders auf die Arbeiten von Fechner, Nienburg und Schmid (I). Prell kann der Fechnerschen Auffassung nicht zustimmen, versucht aber ebenfalls den ganzen Bewegungsapparat mechanisch aus den quellenden Eigenschaften des Schleimes abzuleiten. Auch die Bewegungsumkehr kann nach ihm durch vorübergehende partielle oder allgemeine Hemmung der Schleimsekretion ausgelöst werden. Solche Hemmungen sollen rhythmisch während des normalen Hin- und Herwanderns des Oscillarienfadens oder — bei der Phototaxis — durch Lichtreize bedingt sein. Daneben kann die Bewegungsumkehr, und zwar diesmal ohne gleichzeitige reizmäßige Beeinflussung der Gallertausscheidung, im Anschluß an Kontraktionserscheinungen des Fadens automatisch hervorgerufen werden. Die fundamentalen Formen der Reizbeantwortung sind also nach Prell (S. 152) die Sekretionsreaktion (quantitative Änderung in der Gallertausscheidung) und die Kontraktionsreaktion (Verkürzung des Algenfadens). Sollten diese Dinge der Wirklichkeit entsprechen, so wäre das natürlich

von großer Bedeutung für die Vorstellung, die wir uns von dem Bewegungs- und Reizgeschehen der Oscillarien zu machen hätten. Prell zieht denn auch die weitgehendsten Folgerungen. Zum Beispiel soll die chemotaktische Reaktion ihre Bezeichnung zu unrecht führen. Die primäre Reaktion wäre eine durch den chemischen Reiz bedingte Kontraktion. Diese pflanze sich durch den Faden von Zelle zu Zelle fort, was ohne Reizleitung geschehen könnte, „wenn jede Einzelzelle jeweils mechanisch, nur durch die Kontraktion der Nachbarzelle, selbst wieder unmittelbar aufs neue gereizt würde" (S. 153). Die Kontraktion bedinge automatisch eine Richtungsänderung der quellenden Gallertausströmungen und damit die Bewegungsumkehr. Die taktischen Erscheinungen der Oscillarien nennt Prell daher „Pseudotaxien". Auf die Einzelheiten der ausführlichen Darlegungen, Schlüsse usw. kann hier nicht eingegangen werden. Ich muß auf die Arbeit selber verweisen.

Die theoretischen Ergebnisse Prells erledigen sich zum Teil durch die ihnen gegenüberstehenden wirklichen Tatsachen. Es ist nicht richtig, daß Kontraktionen Umkehrreaktionen auslösen derart, daß die phobischen Reizantworten durch jene bedingt sind. Prell hätte das schon in der Arbeit von Fechner ausgesprochen finden können, wo mitgeteilt wird, daß Harnstoff die Oscillarienfäden außerordentlich stark kontrahieren läßt, während selbst bei den stärksten Konzentrationen negative (Umkehr-) Reaktionen meist ausbleiben. „Schon bei 2,5 Mol", sagt Fechner (S. 326), „blieben alle Fäden indifferent bezw. zeigten geringe Krümmungen, trotzdem sie, ebenso wie bei noch geringeren Konzentrationen, starke Kontraktionen ausführten". (Vgl. auch Fechner, S. 315.) Fechner hat unterlassen zu sagen, daß Alkalien, welche im Gegensatz zu den Säuren keine Umkehrreaktionen zeitigten, Kontraktionen hervorrufen. Auch machte Fechner (S. 316) im Anschluß an Brand bis zu gewissem Grade wahrscheinlich, daß die Kontraktionen überall rein osmotisch bedingt sind. In meiner vorliegenden Arbeit wird der Beweis dafür erbracht: Die Kontraktionen sind nicht reizphysiologischer Natur. Auch besteht kein Zusammenhang zwischen Kontraktion und phobischer Konzentration im Sinne Prells. Man vergleiche hierzu die besonderen Versuche mit 10proz. Rohrzuckerlösung im Abschnitt V (unter d) oder die Beobachtung, daß 1proz. Schwefelsäure, auf das nachwandernde Ende einer kriechenden Oscillarie gebracht, zwar Kontraktion wie sonst, aber keine Umkehr der Bewegung bewirkt (Abschnitt II 2).

Stünde man auf dem Boden der Prellschen Theorie, so bliebe nichts anderes übrig, als auch für die chemotaktischen Erscheinungen die Erklärung heranzuziehen, die für Photophobie gelten soll: die Hemmung der Schleimreaktion an der vom Reiz getroffenen Fadenzone.

Dazu ist nun überhaupt zu sagen: Wennschon es vorstellbar wäre, daß Reizung einer Fadenstelle quantitative Änderungen der Schleimproduktion nach sich zöge, so liegen doch keinerlei experimentelle oder Beobachtungstatsachen vor, die diese Annahme rechtfertigten. Andererseits steht und fällt Prells „Schleimfüßchentheorie“ mit seiner Grundvorstellung, daß der Austritt von — zunächst konsistenteren, darauf verquellenden — Schleimfüßchen aus den radiär gestellten Poren genüge, um den zylindrischen Oscillarienfaden zu bewegen und zwar in einer bestimmten axialen Richtung fortzubewegen. Die Rotation um die Längsachse käme durch eine bestimmte spiralige Stellung der Poren auf der Längswand zustande. Ich traue den auf S. 113 usf. abgebildeten Modellen diese Leistung nicht zu. Die sich verlängernden Gallertfüßchen werden nicht sämtlich nach ein und derselben Seite sich umbiegen, wie Prell postuliert, vielmehr durch den Druck der darüberliegenden Oscillarie, ferner durch den Nachschub des Schleimes hin- und hergekrümmt werden. Das von Prell angeführte Beispiel mit dem Kautschukschlauch oder dasjenige mit den zwei Roßhaaren (S. 113, 114) läßt sich überhaupt damit nicht vergleichen. Viel besser würde ein Versuch mit einer weichen Paste, die aus dem Kanal einer Tubenöffnung in verschiedenem Winkel auf eine bewegliche Unterlage gedrückt wird, Aufschluß verschaffen. Außerdem müßte eine auf einer senkrechten Wand angebrachte, vorher im Wasser ohne Unterlage suspendiert gehaltene Oscillarie notgedrungen mit einer Abwärtsbewegung beginnen und so eine positiv geotaktische Reaktion vortäuschen. Ein Versuch mit den besonderen Vorbedingungen ist zwar noch nicht gemacht worden. Allen Erfahrungen gemäß kann man aber überzeugt sein, daß die senkrechte Lage gar keinen Einfluß auf die Kriechbewegung hat. Ebensowenig ist ein Einfluß auf die Richtung der Bewegung festzustellen, wenn man *O. Jenensis* auf einer hochprozentigen Agarplatte kriechen und das Ganze zentrifugieren läßt, wie ich dies in nicht veröffentlichten Versuchen früher getan habe. Das gleiche hat auch Andrews (S. 226—229) beobachtet. Bei Anwendung hoher Zentrifugalkräfte ein bis mehrere Stunden hindurch bewegten sich die Oscillarien in denselben Strahlungsfiguren wie in den gleichzeitigen Vergleichsgefäßen.

Die Prellsche Theorie ist wie die Fechnersche rein mechanisch aufgebaut. Aber dies einfache Prinzip reicht zur Erklärung der Oscillarienbewegung nicht aus. Schon die bloße Anschauung des exakt sich vorwärtsdrehenden Fadens läßt einen bei häufigerer Beobachtung derartiges nicht recht glauben, und es ist nicht verwunderlich, daß eine Reihe älterer Beobachter am ehesten irgendwie an einen unmittelbar wirksamen Anteil des Protoplasmas gedacht haben, wie ich es selber tat, als ich zum erstenmal die Bewegungserscheinungen studierte (Schmid, I, S. 375—377). Ich vermutete damals — ohne etwas Geeigneteres als Analogien mit anderen Organismen zur Verfügung zu haben, und indem ich einsah, daß eigentliche Bewegungsorgane fehlen, auch der Schleim allein sie nicht ersetzen könnte — dieses: Die Entstehung des Schleimes ist in die Zelle zu verlegen, von wo aus das bewegliche „kontraktil-reizbare Protoplasma" ihn durch die Membran auf die Oberfläche entsendet. Wie im einzelnen der Bewegungsmechanismus abläuft, vor allem, wie das „kontraktil-reizbare Protoplasma" zu denken ist, und wie es dem Schleim eine Richtung zu geben vermöchte, darüber hatte ich seinerzeit nur eine verschwommene Vorstellung. Nachdem der Tatsachenbereich erweitert ist, glaube ich in der Theorie einen Schritt weitergehen zu können.

Zunächst sind inzwischen die Poren, welche den Schleim aus dem Innern der Zelle hervortreten lassen, gefunden worden (Schmid, II, S. 579 ff.). Der Schleim konnte in seinen Eigenschaften studiert werden; für optische oder Quellungsanisotropie ließen sich keine Unterlagen auffinden. Andererseits ist er stark und schnell quellbar. Auch die absolute und relative Menge des Schleimes konnte ermittelt und daraus die Tatsache erschlossen werden, daß jede Zelle ihn erzeugt, wie ja auch wahrscheinlich jede Zelle Poren besitzt und an der Bewegung aktiv beteiligt ist.

Aus vorliegender Abhandlung ist folgendes hervorzuheben: Die Zellen des Oscillarienfadens haben einen ungemein geringen Innendruck. Er ist geringer als 0,65 Atmosphäre. Die Membran ist besonders in der Längsrichtung unvergleichlich dehnbar, so daß sie durch die geringsten Spannungen in ihrer Ausdehnung verändert wird. Damit sind die Vorbedingungen zu aktiv-lebendigen wellenförmigen Kontraktionen des Oscillarienfadens geschaffen. Tatsächlich sind Kontraktionswellen unter besonderen Umständen verschiedentlich beobachtet worden (vgl. Abschnitt VI unter 3). Es fragt sich aber, warum wellenförmiges Fortschreiten von Kon-

traktionen nicht normalerweise gesehen wird. Wellen von transversaler Natur könnten einem mikroskopisch gewiß nicht entgehen. Diese Überzeugung läßt zu der Vorstellung hinübergleiten, es möchten Longitudinalwellen den Oscillarienleib durchwandern, solche also, die nur aus Verdichtungen (Kontraktionen) und Verdünnungen (Expansionen) bestehen und ein wellenförmiges Relief auf der Längswand nicht ausprägen. Kontraktionswellen solcher Art könnten allein bereits die Fortbewegung des Oscillarienfadens bewerkstelligen und zwar, wenn sie am Fadenende A mit einer Kontraktion beginnen und nach B hinüberwandern, den ganzen Faden entgegengesetzt, d. h. in Richtung BA vorschieben, wie man durch konstruktive Zeichnung auf dem Papier erläutern kann. Es sind dabei die verschiedenen Wirkungen von Zug und Stoß zu berücksichtigen, im Verein mit den beständig durch Kontraktion und Expansion örtlich zonenweise, entweder verminderten oder verstärkten Reibungen des Fadens auf der Unterlage. Die Rotation des Fadens um die Längsachse erfolgt, wenn die Kontraktionswellen in schraubenförmiger Richtung den Faden durchwandern. Hierfür wäre die nachweislich kreuzweis spiralige Struktur der Längsmembran durchaus angetan (vgl. Abschnitt VI 4). Hört nach einer gewissen Zeit die aktive Kontraktion in einer Richtung auf und beginnt sie alsdann vom anderen Ende her, so setzt damit die Umkehr des Fadens ein. Ein Fadenbruchstück würde natürlich dieselben Erscheinungen zeigen.

Der Schleim arbeitet bei diesem Bewegungsvorgang nicht nur als Schmiermittel. Auch er ist aktiv beteiligt. Indem die Gallerte zunächst wenig gequollen aus den Membranporen hervortritt, bekommt die sofort einsetzende Verquellung durch den sich infolge der Kontraktionswellen wegschiebenden Oscillarienfaden eine Quellungsrichtung, die entgegengesetzt der Bewegungsrichtung des Fadens verläuft; sie schiebt mechanisch auf diese Weise den Faden gemeinschaftlich mit den lebendigen Kontraktionswellen in gleicher Richtung fort. Auch die örtlichen, durch den Wechsel von Expansion und Kontraktion bedingten Verschiebungen der verquellenden Gallertmassen längs der Fadenoberfläche lassen sich konstruktiv zeichnerisch auf dem Papier zugunsten der mitschiebenden Wirkung ausdeuten. Möglich wäre ferner, daß nur in Kontraktion begriffene Partien neuen Schleimstoff hergeben, so daß also auch die Schleimproduktion wellenförmig fortschreitet. Da wir indes vorläufig gar nichts über das Verhältnis der Geschwindigkeiten von Schleim-

verquellung und Kontraktionswellen wissen, hat es keinen Sinn, solche Überlegungen hier wiederzugeben.

Seit Pfeffers Untersuchungen über die reizbaren Filamente der Cynareen sind wir von vornherein wenig geneigt, in pflanzlichen Zellen kontraktiles Protoplasma irgendwo anzunehmen. Das Beispiel der Filamente zeigt uns, daß deren einzelne Zellen sich bei Reizung um 10—30 % ihrer Länge energisch verkürzen, während sie ihren Durchmesser annähernd bewahren, also die Form nicht wesentlich ändern und keine seitlichen Ausbiegungen erfahren. Hierbei tritt eine ebenso plötzliche Änderung der Turgeszenz ein, wobei Wasser in die Interzellularräume ausgepreßt wird. Ja, in der Senkung des Turgors ist die Ursache der Kontraktion zu sehen. Pfeffer macht es wahrscheinlich, daß der Wechsel des Turgors durch entsprechende Variation der osmotischen Energie bedingt ist. Dieser Prozeß spielt sich im wesentlichen im Zellsaft ab.

Kann in den Oscillarienzellen kontraktiles Protoplasma angenommen werden?

Es ist in diesem Zusammenhange zunächst auffällig, daß von den Beobachtern übereinstimmend, zuletzt wieder von Baumgärtel und Prat, der Mangel an Vakuolen in den Zellen der Oscillarien bemerkt worden ist. Auch *Oscillatoria Jenensis* läßt diese Gebilde vermissen. Dennoch ist in ausgiebigem Maße bewegliches Wasser vorhanden, was ja durch die überaus geschwinden Kontraktionen in osmotisch wirksamen Lösungen und den damit verbundenen Wasseraustausch bewiesen wird. Wären andererseits die Vakuolen winzig klein, so daß sie der Beobachtung entgehen, so müßte ihr Zellsaft osmotisch hochwertig sein, um dem Zentral- und Quellungsdruck des Protoplasmas standzuhalten. Der osmotische Wert ist aber tatsächlich sehr gering. Will man dennoch annehmen, daß der ansehnliche Wassergehalt nicht allein auf das Quellungswasser des Protoplasmas zurückzuführen ist, so bleibt nichts weiter übrig, als dem Protoplasma der Oscillarienzelle eine hohe Viskosität zuzuschreiben.

Für diese Annahme sind auch andere Anhaltspunkte vorhanden. Es hat Andrews (S. 226—229) durch Zentrifugieren, sowohl quer wie längs zur Fadenrichtung, keinerlei Verlagerung des Inhalts, auch nicht der Granularsubstanzen der Oscillarienzellen erzielt. Auch hatte das Wachstum nach Zentrifugierung mit z. B. einer Kraft von 1738 g bei einer Dauer von 2 Tagen 4 Stunden nicht aufgehört. Daß die Bewegungen ungestört weitergingen, erwähnte

ich oben bereits. Selbst die höchsten Zentrifugalkräfte ließen Verlagerungen nicht erkennen, so wenn 2 Stunden hindurch 4400 g oder 1 Stunde lang 13467 g einwirkten. Bei *Closterium* dagegen genügten schon 600 g während 45 Minuten; bei Zellen von Blättern, Stengeln, Früchten von Phanerogamen und vom Thallus der Lebermoose verschiedenster Spezies 5000 g in einer halben Stunde. E. W. Schmidt beobachtete dasselbe bei *Spirogyra* nach 25 Minuten mit 1949 g. Der geringste Betrag an Zentrifugalkraft, der hinreicht, um Verlagerungen zu erzielen und *Closterium moniliferum* betrifft, ist 100 g während 1 Tag 15 Stunden (Andrews). Wenn nun auch die Zellen der Oscillarien infolge der hohen Membrankontraktilität beim Zentrifugieren zweifellos gedehnt werden und beim Aufhören der Zugkräfte sofort zurückschnellen und dies möglicherweise (die Kontraktilität war Andrews unbekannt) die Verlagerungen weniger augenscheinlich machen könnte, so bleibt doch bemerkenswert, daß Andrews niemals das geringste Anzeichen für Verschiebungen des Inhalts feststellen konnte. Auch Baumgärtel (S. 93) glaubt, und zwar aus den plasmolytischen Erscheinungen, auf eine große Konsistenz des Cyanophyceenplasmas schließen zu dürfen.

Trotz der hohen Viskosität ist es bedenklich, dem Oscillarienplasma aktiv kontraktile Eigenschaften zuzuschreiben. Könnten fibrilläre Strukturen, für welche aber keinerlei Anzeichen vorhanden sind, aufgezeigt werden, so möchte eine Aussprache am Platze sein. Wie die Dinge zurzeit liegen, muß im Vordergrunde die andere Tatsache bleiben, daß der Oscillarienfaden ein außerordentlich labiles System hinsichtlich seiner Wasserverschiebbarkeit darstellt. Es konnte ferner im Abschnitt V die ausgezeichnete Rolle dargetan werden, welche die Längsrichtung des Fadens für den Durchschnitt des Wassers und der Lösungen spielt. So liegt es näher, die longitudinalen Kontraktionswellen, die, wie wir annehmen, zusammen mit der Schleimausscheidung die Fortbewegung der Oscillarie bewerkstelligen, als eine wellenförmig fortschreitende Aufeinanderfolge von osmotischen Druckschwankungen anzusehen. In Anbetracht des besonders niedrigen osmotischen Wertes der Zellen stellen sich, wenn man entsprechende osmotische Regulationen im Zellsafte annimmt, der Vorstellung solcher geschwinden Schwankungen theoretisch wohl keine Schwierigkeiten entgegen.

Hier ist nun auch der Ort, noch einmal der auf S. 382 mitgeteilten, wirklich beobachteten Wellenfiguren zu gedenken, die

nur unter besonderen Umständen zu sehen waren. Es ist gewiß nicht zufällig, daß jene Wellenzüge offenbar bei einem gewissen Grad von Luftfeuchtigkeit, d. h. einem geringeren, als für den Standort normal ist, und entsprechend verminderter Turgeszenz hervortraten. Wir möchten annehmen, hier waren mit den Longitudinal- zugleich Transversalwellen erschienen, bedingt nämlich durch einen gewissen Wasserverlust der Zellen, der zwar die Bewegung nicht hemmte, der aber die Längsmembran während des wellenförmigen Fortschreitens von Kontraktion und Expansion auch in querer Richtung in Mitleidenschaft ziehen mußte.

Es muß gefordert werden, daß die Kontraktionswellen besser als bisher sichtbar gemacht werden. Vielleicht ist hierzu die Toeplersche Schlierenmethode geeignet, deren Apparatur mir leider nicht zur Verfügung stand.

Wie fügen sich die anderen in vorliegender Abhandlung mitgeteilten Befunde in den Rahmen der Bewegungstheorie? Ich habe in den einzelnen Abschnitten bereits darauf bezug genommen und darf mich jetzt kurz fassen.

Wenn es richtig ist, daß den sich fortbewegenden Oscillarienfaden Kontraktionswellen durchziehen, so muß ein ruhender Faden länger als ein beweglicher sein. Dies nachzuprüfen ist für gewöhnlich leider nicht möglich, da es schwierig ist, einen völlig unbeweglichen Faden, von dem man sicher behaupten könnte, daß er nicht im Absterben begriffen ist, überhaupt zu finden. (Absterben hat ja sowieso allgemeine Kontraktion zur Folge.) Auch hätte es keinen Sinn, bei verschiedenen Geschwindigkeiten die Länge des Fadens zu bestimmen, weil, z. B. bei Temperaturwechsel, wohl die Geschwindigkeit des Fortwanderns der Wellen verändert würde, nicht aber die Anzahl der Wellen für einen Faden von bestimmter Dimension. Eher könnten Reize die Kontraktionsbewegungen vorübergehend aufheben. In diesem Zusammenhange erinnern wir uns der Versuche, die im Abschnitt VI unter 5 mitgeteilt wurden und die Auslösung von Expansionen infolge Auftropfens betreffen. Es besteht die Möglichkeit, daß die erzielten geringen Expansionen von durchschnittlich 1,8 % den Ausgleich darstellen zwischen aktiv kontrahierten (beweglichen) und ruhenden Fäden. Möglicherweise führen elektrische Reizungen dem Ziele näher. Nach Funks vorläufiger Mitteilung hat es den Anschein, als hemmte galvanischer Strom von bestimmter Stärke und Zeitdauer die Bewegungen, ohne andererseits die Zellen zu schädigen.

Was die polare osmotische Kontraktion angeht, so habe ich schon bei der Besprechung dieser Erscheinung (S. 364) auf eine Erklärungsmöglichkeit hingewiesen, die sich mit unserer Kontraktionsbewegungstheorie vereinbaren läßt. Auch die polare Aufnahme der Reize (photischer, chemischer und solcher infolge eines Durchtrennungsschnittes) an der jeweils vorwandernden Fadenspitze, gleichviel ob diese das unversehrte Ende eines ganzen oder das Wundende eines soeben zerschnittenen Fadens darstellt, und die Weiterleitung der Reize, über die wir im übrigen noch schlecht unterrichtet sind, werden aus der Richtung der Kontraktionswellen von vorn nach hinten verständlich. Wieweit die für eine aktive Fortbewegung notwendige Länge der künstlichen Teilstücke, welche, wie früher (Schmid, II, S. 623) gezeigt werden konnte, sich im Bereich der natürlichen Segmentdimensionen hält, wie auch die konstante Größe des während einer Achsendrehung zurückgelegten Weges und der Steigungswinkel (ebenda S. 610ff.) quantitativ mit Kontraktionserscheinungen und Schleimverquellungen zusammenhängen, muß einstweilen dahingestellt bleiben.

In Anbetracht der analogen Vorgänge, die wir von anderen Protisten her kennen (vgl. Geißeltätigkeit der Bakterien, Flagellaten usw., Spirochaetenbewegung), ist hier auch nicht versucht worden, für den besonderen Fall der Oscillarien das Zustandekommen der rhythmisch spontanen oder reizmäßig induzierten Umkehr der Kontraktionswellenzüge aufzuklären. Vorläufig liegen für die Oscillarienbewegung andere Aufgaben vor. Zunächst muß der Kontraktionsmechanismus selber erst ganz sichergestellt werden.

Abschnitt IX.

Übersicht einiger Ergebnisse.

1. Die Autonomie künstlicher Teilstücke von *Oscillatoria Jenensis* Schmid wird durch das thermo- und photokinetische, ferner durch das chemotaktische Reizverhalten dargetan.

2. Obgleich die schattig lebende, braune — neben Chlorophyll vorzugsweise Phykoerythrin führende — *O. Jenensis* gewöhnlichem Tageslicht gegenüber schwach negativ phototaktisch sich verhält, beantwortet sie Schwankungen der Lichtintensität in gleichem Sinne mit Veränderungen der Bewegungsgeschwindigkeit wie ihre blaugrünen Verwandten, die positiv phototaktisch reagieren.

3. Konzentrationen von 0,5—1 % Schwefelsäure sind augenblicklich tödlich; sie würden also bei chemotaktischen Versuchen das Leben der Apikalenden, denen die Säure genähert wird, ebenso schnell vernichten. Da trotzdem die Bewegung der Oscillarie nicht unterbrochen wird, können die Apikalenden zum mindesten nicht die alleinigen Bewegungsorgane sein.

4. Die Apikalzellen, vielleicht einschließlich der benachbarten Zellen, sind bei *O. Jenensis* wahrscheinlich tot. Sie werden als mechanische und zugleich chemisch wirksame Schutzorgane für die übrigen im Fadenverband liegenden Zellen angesehen (vgl. Abschnitt V 3 b).

5. Jede Zelle des Oscillarienfadens ist befähigt, photische und chemische Reize zu perzipieren und weiterzugeben. Jedoch kann der Reiz Umkehrreaktionen nur dann bewirken, wenn er das während der Bewegung jeweils vordere Ende eines intakten Fadens oder eines Fadenbruchstückes trifft. Reizangriffe auf das jeweilige Hinterende sind wirkungslos. — Eine an den Apikalenden lokalisierte Reizaufnahme im Sinne Fechners besteht also nicht.

6. Durchtrennungsschnitte können als Reize Umkehrreaktionen der entstandenen Teilstücke auslösen. Analog dem chemo- und phototaktischen Verhalten tritt Bewegungsumkehr nur in demjenigen Fadenstück ein, dessen Schnittort = Reizort zugleich vorwanderndes Ende des betreffenden Teilstückes ist.

7. In osmotisch wirksamen (besonders Rohrzucker-) Lösungen findet — bei Ganzfäden und Teilstücken — an der wandernden Oscillarie polar überwiegende Kontraktion von vorn nach hinten statt.

8. Das jeweilig vordere, gleichviel ob intakte oder Bruchstück-Fadenende wird als der Initialort von aktiv lebendigen Kontraktionswellen angesehen, und daraus die einseitig polare Empfänglichkeit für Reize und die vorzugsweise polar gerichtete osmotische Kontraktion zu erklären versucht.

9. Während der osmotischen Kontraktion erfolgt der Wasseraustausch vor allem in der Längsrichtung durch die Querwände des Fadens.

10. Eine reizmäßige Beziehung zwischen osmotischer Kontraktion und phobischer Reaktion besteht nicht (vgl. näheres Abschnitt V 2 d).

11. Der Faden ist für eine Reihe von Anilinfarbstoffen in der Längsrichtung durchlässiger als quer (vgl. Einzelheiten und Parallel-

erscheinungen im Abschnitt V 3). Dem entspricht, daß die Oscillarie in Richtung der Querwände durchgreifend anders organisiert ist als längs.

12. Der Oscillarienfaden ist in hohem Maße, und zwar besonders in der Längsrichtung, kontraktil. Die Längsmembran zeigt eine Turgordehnung von über 30 %, deren eindeutige Bestimmung allerdings nicht möglich ist. Es lassen sich Längsverkürzungen des Fadens erzielen, denen über 60 % Turgordehnung entsprechen würde. Mit diesem Verhalten haben die Oscillarien wahrscheinlich eine einzigartige Stellung.

13. Im Zustande der Turgeszenz können Längsexpansionen von geringem Ausmaß durch Plasmoptyse, ferner durch gewisse Erschütterungen (vgl. Abschnitt VI 5), erzielt werden.

14. Am lebendigen Faden werden unter besonderen Umständen (Abschnit VI 3) spontane, in der Längsrichtung fortlaufende Wellenzüge von kurzen Wellenlängen beobachtet.

15. Die in Lösungen verschiedener Stoffe zu beobachtenden Kontraktionen kommen der Plasmolyse gleich. Die Grenzkonzentrationen für diese osmotischen Kontraktionen sind in Rohrzucker, Kaliumnitrat und Chlornatrium osmotisch gleichwertig. Harnstoff ergibt wegen seiner außerordentlichen Permeierfähigkeit höhere Werte.

16. Der osmotische Wert der Oscillarienzelle ist ungewöhnlich niedrig. Er entspricht weniger als 0,029 Mol Rohrzucker und kommt demjenigen unbehäuteter Infusorien und der Plasmodien der Myxomyceten sehr nahe. Im turgeszenten Zustande ist die Membran durch den geringfügigen Druck von weniger als 0,65 Atmosphäre gespannt. Infolgedessen genügen winzige Druck- und Zugschwankungen, um ihre Spannung zu verändern.

17. Die osmotische Kontraktion verläuft sehr schnell und hat meist nach dem Verlauf von 30 Sekunden das höchste Ausmaß erreicht.

18. Im osmotisch kontrahierten Zustande ist der Oscillarienfaden, zum mindesten bis zu einem gewissen Grade, bewegungstätig (vgl. Abschnitt VII 2 e).

19. Für die Theorie des Bewegungsmechanismus sind die Ausführungen im Abschnitt VIII nachzulesen.

Literatur.

Andrews, F. M., Die Wirkung der Zentrifugalkraft auf Pflanzen. Jahrb. f. wiss. Bot., LVI, 1915.

Baumgärtel, O., Das Problem der Cyanophyceenzelle. Archiv f. Protistenkunde, XLI, 1920.

Bender, Franz, Der osmotische Druck in den Zellen der Moose. Diss. Münster 1916.

Boresch, Karl, Die wasserlöslichen Farbstoffe der Schizophyceen. Biochem. Zeitschr., CXIX, 1921.

Borzi, A., Le comunicazioni intracellulari delle Nostochinee. Malpighia, Anno I, 1887.

Brand, F., I. Über das osmotische Verhalten der Cyanophyceenzelle. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., XXI, 1903.

— —, II. Über die sogenannten Gasvakuolen und die differenten Spitzenzellen der Cyanophyceen sowie über Schnellfärbung. Hedwigia, XLV, 1905.

Brown, A. J., On the existence of a semipermeable membrane enclosing the seeds of some of the Gramineae. Annals of Botany, XXI, 1906.

Buder, J., Zur Kenntnis des *Thiospirillum jenense* und seiner Reaktionen auf Lichtreize. Jahrb. f. wiss. Bot., LVI, 1915.

Correns, C., Über die Membran und die Bewegung der Oscillarien. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., XV, 1897.

Fechner, R., Die Chemotaxis der Oscillarien und ihre Bewegungserscheinungen überhaupt. Zeitschr. f. Bot., VII, 1915.

Fischer, Alfred, I. Die Plasmolyse der Bakterien. Verhandl. d. Königl. Sächs. Ges. d. Wiss., math.-physikal. Kl., XLIII, Leipzig 1891.

— —, II. Untersuchungen über Bakterien. Jahrb. f. wiss. Bot., XXVII, 1895.

— —, III. Untersuchungen über den Bau der Cyanophyceen und Bakterien. Jena 1897.

— —, IV. Vorlesungen über Bakterien, 2. Aufl. Jena 1903.

— —, V. Die Zelle der Cyanophyceen. Bot. Zeitung, LXIII, 1905.

Fitting, Hans, Untersuchungen über die Aufnahme von Salzen in die lebende Zelle. Jahrb. f. wiss. Bot., LVI, 1905.

Funk, Georg, Über das Verhalten der *Oscillatoria amphibia* Ag. im Kolonieverband. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., XXXVIII, 1920.

Gicklhorn, Josef, Über den Blauglanz zweier neuer Oscillatorien. Österr. Botan. Zeitschr., LXX, 1921.

Hansgirg, A., Bemerkungen über die Bewegungen der Oscillarien. Bot. Zeitung, XLI, 1883.

Harder, Richard, I. Über die Bewegung der Nostocaceen. Zeitschr. f. Bot., X, 1918.

— —, II. Über die Reaktionen freibeweglicher pflanzlicher Organismen auf plötzliche Änderungen der Lichtintensität. Ebenda, XII, 1920.

Hegler, Robert, Untersuchungen über die Organisation der Phycochromaceenzelle. Jahrb. f. wiss. Bot., XXXVI, 1901.

Hinze, G., *Thiophysa volutans*, ein neues Schwefelbakterium. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., XXI, 1903.

Hofmeister, Wilhelm, Die Lehre von der Pflanzenzelle. Leipzig 1867.

Karsten, George, Die Diatomeen der Kieler Bucht. Wissenschaftl. Meeresuntersuchungen, IV. Kiel 1899.

Klebs, G., Über das Verhalten der Farnprothallien gegenüber Anilinfarben. Sitzungsber. d. Heidelberger Akad. d. Wiss., math.-naturw. Kl., Jahrg. 1919, 18. Abhandl.

Kolkwitz, R., Über die Krümmungen bei den Oscillariaceen. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., XIV, 1896.

Kotte, H., Turgor und Membranquellung bei Meeresalgen. Diss. Kiel 1914.

Küster, Ernst, Über die Aufnahme von Anilinfarben in lebende Pflanzenzellen. Jahrb. f. wiss. Bot., L, 1911.

Lepeschkin, W. W., I. Zur Kenntnis des Wachstumsmechanismus der pflanzlichen Zellen. Beih. z. Bot. Centralbl., XXI, 1. Abt., 1907.

— —, II. Zur Kenntnis der chemischen Zusammensetzung der Plasmamembran. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., XXIX, 1911.

Metzner, P., Die Bewegung und Reizbeantwortung der bipolar begeißelten Spirillen. Jahrb. f. wiss. Bot., LIX, 1920.

Müller, Otto, Durchbrechungen der Zellwand in ihren Beziehungen zur Ortsbewegung der Bacillariaceen. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., VII, 1889.

Nienburg, Wilhelm, Die Perzeption des Lichtreizes bei den Oscillarien und ihre Reaktionen auf Intensitätsschwankungen. Zeitschr. f. Bot., VIII, 1916.

Pfeffer, W., I. Über Aufnahme von Anilinfarben in lebende Zellen. Untersuchungen a. d. bot. Institut zu Tübingen, II. Leipzig 1886—1888.

— —, II. Pflanzenphysiologie, II. Bd., 2. Aufl. Leipzig 1904.

Prat, Silvestr, Plasmolyse des Cyanophycées. Bull. international Acad. d. Sciences de Bohême. Prag 1921.

Prell, Heinrich, Zur Theorie der sekretorischen Ortsbewegung. Archiv f. Protistenforschung, XLII, 1921.

Rippel, A., Semipermeable Zellmembranen bei Pflanzen. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., XXXVI, 1918.

Ruhland, W., I. Beiträge zur Kenntnis der Permeabilität der Plasmahaut. Jahrb. f. wiss. Bot., XLVI, 1908.

— —, II. Studien über die Aufnahme von Kolloiden durch die pflanzliche Zellhaut. Ebenda, LI, 1912.

— —, III. Artikel „Turgor“ im Handwörterbuch der Naturwissenschaften, X. Bd., Jena 1913, S. 90—107.

Schmid, Günther, I. Zur Kenntnis der Oscillarienbewegung. Flora, N. F., XI, 1918.

— —, II. Über Organisation und Schleimbildung bei *Oscillatoria Jenensis* und das Bewegungsverhalten künstlicher Teilstücke. Jahrb. f. wiss. Bot., LX, 1921.

Schmidt, E. W., Das Verhalten von *Spirogyra*-Zellen nach Einwirkung hoher Zentrifugalkräfte. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., XXXII, 1914.

Schroeder, H., Über die selektiv permeable Hülle des Weizenkornes. Flora, N. F., II, 1911.

Schwendener, S. und Krabbe, G., Über die Beziehungen zwischen dem Maß der Turgordehnung und der Geschwindigkeit der Längenzunahme wachsender Organe. S. Schwendener, Gesammelte bot. Mitteilungen, II. Bd. Berlin 1898.

Swellengrebel, N. H., Über Plasmolyse und Turgorregulation der Preßhefe. Centralbl. f. Bakteriologie, II. Abt., XIV, 1905.

True, R., Notes on osmotic experiments with marine Algae. Botanic. Gazette, LXV, 1918.

Verworn, M., Psycho-physiologische Protistenstudien. Jena 1889.

Vouk, V., Untersuchungen über die Bewegung der Plasmodien. II. Studien über Protoplasmaströmung. Denkschriften d. math.-naturw. Kl. d. Kaiserl. Akad. d. Wiss., LXXXVIII. Wien 1912.

Dekapitation und geotropische Krümmungsfähigkeit von Sprossen.

Von

Margarete Schumacher.

Mit 6 Textfiguren.

Einleitung.

Zahlreiche Versuche, die im Zusammenhang mit der Frage nach der perzipierenden Zone und dem Reizleitungsvorgang in der Wurzel unternommen wurden [Darwin (2), Richter (15), Haberlandt (7), Jost (8)], zeigen, daß diese nach Abschneiden der Spitze längere oder kürzere Zeit keine geotropischen Krümmungen auszuführen vermag. Rothert (16) wies nach, daß Gramineenkoleoptile nach Dekapitation für mehrere Stunden nicht auf Licht- und Schwerkraftreize reagieren; aus Nachwirkungsversuchen schloß er auf einen vorübergehenden Verlust des Perzeptionsvermögens. Kaiser (9) hat verschiedene Keimpflanzen, denen er Plumula, Kotyledonen usw. geraubt hatte, geotropisch gereizt und oft ein anfängliches Zurückbleiben ihrer Krümmungen hinter denen der intakten Kontrollexemplare beobachtet. Ähnliches berichtet auch Schütze (17).

Über den Einfluß der Dekapitation auf das Krümmungsvermögen von Sprossen liegen Angaben vor bei Kaiser (9). In seinen Versuchen hatten sich die dekapitierten Sprosse verschiedener Pflanzen ebenso wie die intakten nach einem Tag in die Gleichgewichtslage eingestellt. Nach Richter (14) dagegen verliert ein *Hippuris*-Sproß seine Krümmungsfähigkeit, sobald mehr als zwei Internodien entfernt werden, er verhält sich dann wie die dekapitierten Wurzeln. Miehe (13) hat für eine Knotenpflanze, *Tradescantia*, durch zahlreiche Versuche festgestellt, daß das Entfernen

eines Knotens, genauer gesagt einer Knotenplatte, eine dauernde Reaktionsunfähigkeit des nächstfolgenden Knotens bewirkt; die Gesamtaufkrümmung des Sprosses wird dabei nicht geschädigt.

--

Aufgabe vorliegender Arbeit war es, den Einfluß der Dekapitation auf das geotropische Verhalten der Sprosse näher zu untersuchen, da die erwähnten Untersuchungen, mit Ausnahme der Mieheschen, sehr wenig umfangreich sind. Es zeigte sich dabei, daß das Verbleiben oder Fehlen embryonalen Gewebes oberhalb der reagierenden Zonen von Bedeutung ist für die Krümmungsfähigkeit der Sprosse. Das ging besonders aus Versuchen mit *Myriophyllum proserpinacoides* und *Hippuris* hervor. Die Verhältnisse sind also dort prinzipiell ähnliche wie bei *Tradescantia*, wo nach Miehe (13) das meristematische Gewebe der nächstoberen Knotenplatte maßgebend ist für das geotropische Verhalten eines jeden Knotens. Da die Mieheschen Angaben die Sachlage bei *Tradescantia* nicht ganz klären, ergab sich als Hauptziel vorliegender Arbeit, eine Nachprüfung und Ergänzung seiner Untersuchungen zu liefern.

Abschnitt I.

a) Die Gesamtaufkrümmung dekapitierter Sprosse.

Versuche mit *Galium* und *Impatiens balsamina* lieferten eine Bestätigung der Kaiserschen Angaben (9): sie stellen sich auch nach Entfernung der Sproßspitze in ihre Gleichgewichtslage ein. Dasselbe Verhalten zeigte *Mercurialis annua.* Zur Entscheidung der Frage, ob die Aufkrümmungen der dekapitierten Sprosse in der normalen Zeit erfolgen, worauf Kaiser nicht geachtet hat, sind diese Pflanzen ungeeignet. Die bedeutenden individuellen Unterschiede erschweren den Vergleich der intakten und dekapitierten Exemplare.

Ein sehr gleichmäßig reagierendes Versuchsmaterial, das zur Entscheidung dieser Frage dienen konnte, lieferte die Landform von *Myriophyllum proserpinacoides.* Es wurden stets nur bewurzelte Pflanzen benutzt, denn abgeschnittene Sprosse welken auch im dampfgesättigten Raum sehr leicht. Geeignetes Material wurde auf folgende Weise erhalten: 4—7 cm lange Sproßenden von alten, im Warmhaus gezogenen Pflanzen wurden einzeln in Tonzylinder-

chen in sandige Erde eingesetzt und sehr feucht in einer Temperatur gehalten, die der des Versuchszimmers (19—22° C) entsprach. Bei höheren Temperaturen wachsen sie zu zart und fallen dann leicht um. Kultur in kühleren Räumen muß vermieden werden, weil sonst die Temperaturänderung bei Einbringen in den Versuchsraum ein Welken verursacht. Nach 14 Tagen sind die Stecklinge bewurzelt und zeigen Zuwachs; sie sind von da ab für Versuche geeignet. Die verwendeten Sprosse besaßen eine Länge von 7—11 cm. Zu den Versuchen wurden sie mit ihrem Tonzylinderchen in einem dampfgesättigten Glaskasten im Dunkelzimmer horizontal gelegt. Der Reaktionsverlauf wurde verfolgt an ihrem Schattenbild, das durch eine rote Lampe auf einen Schirm geworfen wurde. In der Zeichnung wurde stets die untere Kontur des Schattens festgehalten.

Für die große Anzahl der Versuche mit *Myriophyllum* möge als Beispiel folgender dienen. Ein intaktes Exemplar und ein Sproß, dem vier Internodien genommen waren, wurden zu gleicher Zeit horizontal gelegt. Nach 35 Minuten war der oberste Sproßteil sowohl beim intakten wie beim dekapitierten Exemplar aufgekrümmt.

Ähnliche Versuche wurden weiter an den Landsprossen von *Hippuris* vorgenommen, da eine Angabe von Richter (15) besteht, nach der eine Dekapitation von mehr als zwei Internodien ihre geotropische Reaktionsfähigkeit nicht ungeschädigt läßt. Die Sprosse waren an einer seichten Stelle des Teiches im Botanischen Garten gewachsen. Zum Versuch wurden sie abgeschnitten und in Tonzylinderchen in feuchten Sand gesteckt. Sie waren ebenso reaktionsfähig wie bewurzelte Pflanzen. Der Krümmungsverlauf wurde auf dieselbe Weise festgehalten wie bei *Myriophyllum*. Er ist ganz ähnlich wie dort: auch hier ein Sichtbarwerden der Reaktion an der Spitze nach etwa 30—35 Minuten und dann weiteres basales Fortschreiten. Nach 12 Stunden ist die Krümmung in einigen wenigen, meist weit unten liegenden Internodien fixiert; eventuell auftretende Überkrümmungen, die häufiger sind als bei *Myriophyllum*, sind dann auch ausgeglichen.

Richter hatte in seinen Versuchen zunächst jeden Sproß intakt auf seine Krümmung hin untersucht und dann denselben noch einmal nach Dekapitation. Entfernte er dabei mehr als zwei Internodien, so trat eine Schädigung der geotropischen Reaktionsfähigkeit wie bei seinen Wurzeln ein. Das Abschneiden eines kleineren Stückes blieb unwirksam.

Nachdem ich mich überzeugt hatte, daß ein Sproß zweimal hintereinander die Aufkrümmung tatsächlich leisten kann — die Krümmung erfolgt in der normalen Zeit, fixiert sich aber bei der zweiten Reaktion weiter oben als bei der ersten —, wiederholte ich die Richterschen Dekapitationsversuche. Es wurde eine große Reihe von Sprossen beobachtet; ich konnte aber in keinem Falle eine Reaktionsunfähigkeit feststellen, auch nicht nach Entfernen

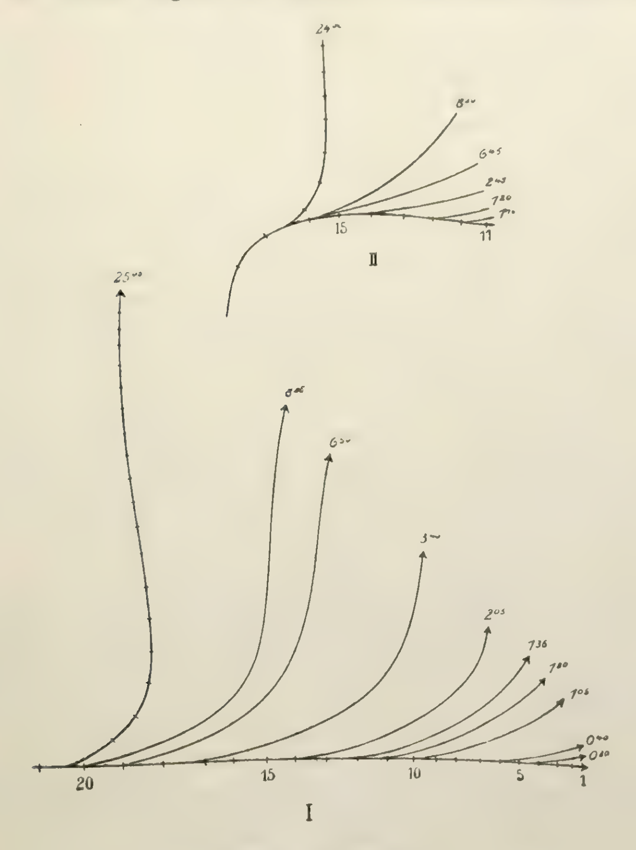


Fig. 1. $^3/_4$ nat. Gr.

einer größeren Anzahl von Internodien. Ein um einen geringen Betrag verspätetes Eintreten der Reaktion ist mir allerdings bei Abschneiden größerer Stücke aufgefallen. In Fig. 1 ist am intakten Sproß *(I)* die Reaktion schon nach 30 Minuten deutlich, nach Dekapitation von neun Internodien *(II)* wird sie am selben Sproß erst nach 70 Minuten sichtbar. Doch hat diese Verzögerung einen sehr einfachen Grund. An jedem Sproß beginnt die Krümmung an der

Spitze und schreitet basalwärts fort, so daß jedes Internodium eine etwas längere Reaktionszeit besitzt als das nächstjüngere. Ein *Hippuris*-Sproß verhält sich in dieser Beziehung ähnlich wie die *Avena*-Koleoptile Tröndles (19), bei der die Reaktionszeit der einzelnen Zonen mit der Entfernung derselben von der Spitze wächst. Wird nun ein größeres Stück von der Spitze her abgeschnitten, so muß daher an dem Stumpf die Aufkrümmung später sichtbar werden als am intakten Sproß. Bei diesem beginnt in Fig. 1 die 11. Blattansatzstelle nach 80 Minuten an der Aufkrümmung teilzunehmen. Nach Abschneiden von neun Internodien ist an dem Sproß nach 80 Minuten die 11. Blattansatzstelle schon aus ihrer Anfangslage herausgerückt. Es ist also keine Verlängerung der Reaktionszeiten der einzelnen Internodien durch die Dekapitation eingetreten. Im Gegenteil: es läßt sich hier eine kleine Verkürzung der Reaktionszeiten der einzelnen Internodien feststellen; es sind nach 80 Minuten am dekapitierten Sproß außer der 11. auch schon die 12. und 13. Blattansatzstelle an der Krümmungsbewegung beteiligt, am intakten Sproß ist davon nichts zu sehen. Eine ähnliche Verfrühung bei der Aufkrümmung zeigte eine größere Anzahl von Exemplaren nach der Dekapitation. Ich glaube, daß sich diese Erscheinung ganz einfach darauf zurückführen läßt, daß am intakten Sproß die in Betracht kommenden Internodien das Gewicht des Gipfels zu tragen haben, während sie sich am dekapitierten Exemplar unbehindert von Lastwirkungen aufkrümmen.

Die hier angeführten Versuche mit *Myriophyllum* und *Hippuris* zeigen, daß durch Dekapitation die Gesamtaufkrümmung der Sprosse äußerlich nicht verändert wird. Die folgenden Untersuchungen gelten aber der

b) Reaktionsfähigkeit der Teile, die der Dekapitationsstelle benachbart sind.

Hierfür wurde folgende Versuchsanordnung benutzt: Es wurde eine Anzahl von Pflanzen mit ihren Zylindern so umgelegt, daß der Sproß genau horizontal orientiert war. Das Zylinderchen wurde durch Gipsstöllchen auf der Unterlage festgehalten und der Sproß im 6. Internodium auf dieselbe Weise fixiert. Dadurch blieb nur freibeweglich, was spitzenwärts davon lag. Im Versuch wurde dann die Krümmung des 5. Internodiums nach Abschneiden der vier ersten beobachtet. Es besaß eine Länge von 13—17 mm. Es

wurde bei einer Serie *a* in der Weise dekapitiert, daß die Blattansatzstelle, die das 5. Internodium spitzenwärts begrenzt, noch gerade erhalten blieb; bei der Serie *b* wurde sie mit entfernt. Fig. 2 zeigt das Resultat des Versuchs. Bei Serie *a* war die Krümmung des 5. Internodiums, welches allein in der Figur wiedergegeben ist, so stark wie bei intakten Kontrollpflanzen. Die Exemplare der Serie *b* wiesen durchweg viel geringere Krümmungen auf. Aus dem Versuch geht hervor, daß bei *Myriophyllum* das geotropische Reaktionsvermögen in der Nähe der Dekapitationsstelle geschädigt werden kann.. Doch erstreckt sich die Wirkung der Dekapitation nur auf das Internodium, welchem dabei die obere Blattansatzstelle genommen wird. Es besteht also eine weitgehende Übereinstimmung mit *Tradescantia*, wo ein Knoten nur dann normale Krümmung leisten kann, wenn die nächstobere Knotenplatte erhalten ist [Miehe (13)]. Auch bei *Myriophyllum* kommt es an auf das Vorhandensein der Grenzzone zwischen zwei Internodien, welche

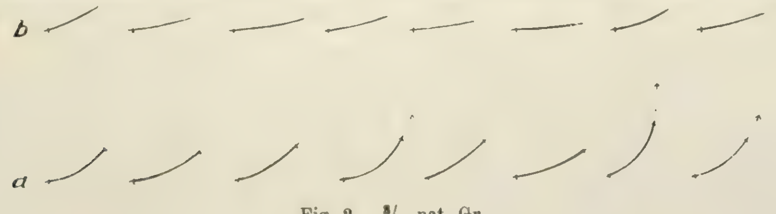


Fig. 2. $^3/_4$ nat. Gr.

allein meristematisches Gewebe enthält und die Achselknospen ausbildet; denn es war bei Serie *a* direkt über, bei Serie *b* direkt unter dieser Stelle der Schnitt geführt worden.

Miehe beobachtete, daß diejenigen *Tradescantia*-Knoten, über denen eine austreibende Achselknospe vorhanden ist, besonders starke Reaktionsfähigkeit besitzen. Ein besonderer Versuch zeigte, daß bei *Myriophyllum* die Verhältnisse ähnlich liegen. Auch in Fig. 2 weisen die Exemplare mit austreibenden Achselknospen (punktiert) die stärksten Krümmungen auf.

Die Dekapitation begünstigt das Austreiben der Knospen, die jungen Seitensprosse stellen sich sehr steil und rücken meistens sogar in die Vertikale ein, während die am intakten Sproß gelegentlich austreibenden Achselsprosse mit dem Hauptsproß einen größeren Winkel bilden.

Daß die Dekapitation nicht durch die Verwundung wirkt, sondern durch die Entfernung von bestimmtem Gewebe, geht aus Versuchen mit Schrägschnitt hervor, wie sie Miehe auch an *Tradescantia* ausgeführt hat. Es wurde bei einer Serie *a* von *Myrio-*

phyllum-Sprossen der schräge Schnitt durch die obere Blattansatzstelle so geführt, daß die Achselknospe stehen blieb, bei einer Serie *b* dagegen so, daß sie wegfiel. Die Größe der Schnittfläche war also bei beiden Serien gleichgroß, trotzdem zeigte *a*, wo das meiste embryonale Gewebe erhalten war, die stärkeren Krümmungen. Jedenfalls ist also das Vorhandensein oder Fehlen desselben maßgebend für die geotropische Reaktionsfähigkeit des unter ihm liegenden Internodiums.

Welcher Art die Beziehungen eines Internodiums zu der oberen Blattansatzstelle sind, wurde bei *Myriophyllum* nicht untersucht. Zu Versuchen, die über diese Frage Auskunft geben könnten, sind ausgesprochene Knotenpflanzen geeigneter; sie sollen weiter unten an *Tradescantia* vorgenommen werden, da die diesbezüglichen Angaben Miehes der Nachprüfung bedürfen. Hier möge nur erwähnt sein, daß bei *Myriophyllum* durch Entfernen der oberen Blattansatzstelle wohl die gesamten Lebensvorgänge im Internodium gestört sind: etwa nach 8 Tagen ist der Stumpf des Internodiums völlig ausgesogen und läßt sich an seiner Basis glatt ablösen.

Bei *Hippuris* sind die Krümmungen der einzelnen Internodien bei der geringen Länge derselben schwieriger miteinander zu vergleichen; doch scheint auch hier ein Internodium nur dann in normaler Stärke zu reagieren, wenn die obere Blattansatzstelle erhalten ist. Leichter ließ sich das Verhalten von einigen Pflanzen mit längeren Internodien feststellen. Bei *Eranthemum* fand ich die Reaktion vollkommen unterdrückt bei Entfernen der oberen Blattansatzstelle. Der Internodienstumpf löste sich nach 6—8 Tagen ab. Völlige Reaktionslosigkeit zeigte auch *Fittonia*. Dagegen werden die Internodien von *Coleus Rheneltianus* nur wenig geschädigt. Bei *Impatiens marianae* endlich erfolgte die Aufkrümmung in normaler Stärke.

Diese Beispiele zeigen, daß die Wirkung, die die Entfernung der Blattansatzstelle auf das nächstuntere Internodium ausübt, graduell verschieden ist. Bei den meisten Pflanzen tritt eine bedeutende Schädigung der geotropischen Reaktionsfähigkeit ein. Nur *Impatiens marianae* zeigte sich so gut wie unempfindlich; vielleicht steht das im Zusammenhang mit der reichen Ausbildung von meristematischem Gewebe längs des ganzen Internodiums; dafür, daß dieses besonders aktiv ist und deshalb vielleicht in besonders engen Beziehungen mit den übrigen Teilen steht, kann der Umstand sprechen, daß hier nicht nur an den Blattansatzstellen, sondern ebenso leicht im Internodium selbst Wurzeln gebildet werden.

Als Resultat aus den hier angeführten Versuchen ergibt sich, daß bei der Mehrzahl der Pflanzen, unbeschadet der normalen geotropischen Gesamtaufkrümmung der Sprosse, nach Dekapitation doch das der Schnittfläche benachbarte Internodium, welchem seine obere Blattansatzstelle genommen ist, nicht oder nur schwach an der Reaktion teilzunehmen vermag. Die schädigende Wirkung der Dekapitation beruht offenbar überall auf der Entfernung von Meristem.

Abschnitt II.

Versuche mit *Tradescantia*.

A. Der Miehesche Biegungsversuch (Kritik).

Die Tatsache, daß die geotropische Reaktion eines *Tradescantia*-Knotens unterdrückt wird durch Entfernen des nächstoberen Knotens, legt die Frage nahe, ob vielleicht die Zuleitung eines geotropischen Reizes von oben her notwendig ist, damit der untere Knoten sich mit normaler Stärke krümmen kann. So nahm Kohl (11) an, daß in einem Knoten der Reiz perzipiert und durch Leitung desselben nach dem folgenden dort dann die Reaktion ausgelöst wird. Miehe (13) dagegen hält das Fehlen einer Reizleitung für bewiesen durch seinen „Biegungsversuch“: er bog den 1. Knoten eines Sprosses in die Vertikale und hielt ihn darin durch Gips fest, während sich der 2. Knoten freibeweglich in horizontaler Lage befand. Aus der Aufkrümmung dieses Knotens schloß er auf seine selbständige Perzeption. Seine Versuchsanordnung ist jedoch nicht einwandfrei. Der Sproßgipfel wurde bis zum 1. Knoten in die Vertikale eingestellt, das ist aber eine Reizlage, was von Miehe übersehen wurde. Die Sprosse sind nicht orthotrop; in die Vertikale eingebracht, krümmen sie sich aus ihr heraus und suchen eine Lage auf, die um 10—20° von ihr abweicht. War bei den Biegungsversuchen der Gipfel vertikal gestellt, so mußte er einen Reiz erhalten, und es ist möglich, daß er diesen nach dem unteren Knoten leitete und dort Reaktion auslöste. Daß dadurch dort bedeutende Krümmungen entstehen konnten, liegt um so näher, da in den meisten Fällen der Reiz ein dauernder war; der obere Knoten wurde nämlich meistens von Gips umschlossen, war also unfähig, mit der Zeit selbst in seine Gleichgewichtslage einzurücken.

Es war daher notwendig, die Frage der Reizleitung noch einmal unter Berücksichtigung der Dorsiventralität der Sprosse zu untersuchen, um so mehr, da bleibende Überkrümmungen bei apikal fixierten Sprossen sehr für das Vorhandensein einer Reizleitung sprechen.

Zunächst bedurften aber auch die von Miehe ausgeführten Dekapitationsversuche in manchen Punkten noch der Erweiterung.

B. Dekapitations- und Klemmversuche.

Als Versuchsmaterial dienten Stecklingspflanzen oder die Zweige älterer Stöcke von *Tradescantia fluminensis* und besonders von *Tradescantia zebrina,* von der auch im Winter kräftigere, reaktionsfähigere Sprosse zu erhalten waren. Die Versuche wurden im Dunkelzimmer in dampfgesättigten Glaskasten angestellt. Die Befestigung geschah auf weichem, feuchtem Torf mittels Bügeln aus leicht biegsamem Zinkdraht, die in ihn eingestochen wurden. Die Sprosse wurden an der Befestigungsstelle mit Watte umwickelt. Kam es auf die Beobachtung kleinerer Winkel an, so wurde zu Beginn des Versuchs eine längere Nadel neben jeden Sproß parallel zu ihm in den Torf eingesteckt, um die Anfangslage genau zu bezeichnen. Nach Bedarf wurden auch die Lagen an den einzelnen Versuchstagen auf diese Weise markiert. Die Benennung der einzelnen Knoten erfolgte so, daß der oberste, noch unentwickelte Knoten, in dessen Blattscheide eine Anzahl junger und jüngster Internodien und der Vegetationspunkt noch eingeschlossen sind, als Knoten 0 bezeichnet wurde, nach unten folgen dann die bereits entwickelten Knoten 1, 2 usw.

Bei *Tradescantia zebrina,* wo sich ein Sproß aus der Horizontallage um 70—80^0 aufkrümmt, betrugen in einem Versuch die Reaktionswinkel von Knoten, denen der nächstobere genommen war: 0, 0, 13, 0, 20, 5, 8, 12, 0, 8^0 nach 5 Tagen und veränderten sich auch weiterhin nicht mehr.

Miehe setzt voraus, daß die Reaktion mit voller Stärke erfolgt, wenn der obere Knoten erhalten ist, gleichgültig, ob darüber noch der Sproßgipfel vorhanden ist oder ob er entfernt wurde. Es zeigte sich aber ein abweichendes Verhalten der intakten Sprosse *(a)* und derjenigen, die über dem 1. Knoten dekapitiert waren *(b).* Die Krümmungen des 2. Knotens betrugen bei *a* nach 2 Tagen 65, 45, 62, 68, 55, 52, 55, 61^0, bei *b* 45, 28, 47, 50, 48,

25, 60, 30°. Bei *a* wurde im Laufe von weiteren Tagen die Gleichgewichtslage bei 58, 75, 80, 69, 75, 72, 76, 78°, d. h. im Mittel bei 73° erreicht, bei *b* nur eine Endlage von 50, 32, 50, 58, 48, 56, 62, 35° (Mittelwert = 49°). Es wirkt also nicht nur die Entfernung des nächstoberen Knotens, sondern auch das Abschneiden von weiter spitzenwärts liegenden Teilen schädigend auf die Reaktion, wenn auch nicht so stark wie ersteres.

Liegt die Ursache in der Beseitigung des Vegetationspunktes? Um dies zu entscheiden, wurden intakte Sprosse verglichen mit solchen, denen durch Einstich der Vegetationskegel zerstört worden war. Die Wirkung der Operation wurde nach Beendigung des Versuches untersucht mit Lupe und Mikroskop. Eine Herabsetzung der Krümmungsfähigkeit des 1. Knotens trat durch diese Zerstörung des Vegetationspunktes nicht ein. Auch Abschneiden des Sproßgipfels direkt unterhalb desselben hatte keinen Einfluß. Eine merkbare Reaktionshemmung trat erst dann ein, wenn alles bis zur Knotenplatte des unentwickelten Knotens 0 inklusive entfernt wurde. Dieser Teil enthält außer dem Gipfelvegetationspunkt noch zahlreiche Internodien- und Knotenplattenanlagen, noch ineinander geschoben und von der Scheide des bei Knoten 0 entspringenden Blattes umhüllt. Es enthält somit neben dem Vegetationskegel noch einen großen Reichtum an embryonalem Gewebe, dessen Anwesenheit genügt, um eine normale Reaktion des 1. Knotens zu ermöglichen.

Ist außer dem nächstoberen Knoten jedenfalls auch noch weiter entferntes Meristem maßgebend für die Krümmungsfähigkeit eines Knotens, so braucht dieses doch nicht der Spitze zu entstammen, es kann auch durch einen weiteren oberen Knoten vertreten werden. So erreichte die Krümmung des 3. Knotens bei *Tradescantia zebrina* bei Erhaltung des 2. und 1. Knotens in einem Versuch 68, 78, 69, 74, 78, 81, 75, 75°, also den normalen Wert, während die Reaktionswinkel desselben bei Erhaltung des 2. Knotens allein nur 50, 37, 52, 60, 48, 58, 60, 47° betrugen.

Nach Miehe (13) soll auch die Unterbrechung der normalen Verbindung zwischen oberem und unterem Knoten den letzteren reaktionsunfähig machen. Versuche mit Quereinschnitten lieferten eine Bestätigung seiner Angaben. Außerdem wurde die Wirkung von Klemmung untersucht, welche Miehe nicht angewandt hatte. Die Quetschung wurde erreicht mit Hilfe von Klemmschrauben oder durch Umschließen des Internodiums mit den zwei Hälften

eines Kork- oder Holundermarkringes, welcher für die Stengel zu eng war, so daß beim Zusammenhalten derselben durch Draht der Stengel zusammengepreßt wurde. Der Sproß wurde an der Klemmstelle, um Verwundung zu vermeiden, mit Watte umwickelt. Zu den Versuchen wurde die Klemmvorrichtung an einem Internodium angebracht und die Krümmung des darunterliegenden Knotens beobachtet. Sie zeigte sich in ebenso hohem Maß unterdrückt wie durch Dekapitation. Es wurden in einem Versuch mit *Tradescantia zebrina* Krümmungen erreicht von 18, 12, 0, 20, 4, 10, 8, 0°, bei *Tradescantia fluminensis* von 15, 5, 0, 7, 0, 20, 10, 8°. Da Klemmversuche möglicherweise über die Bahnen, auf denen sich die Beeinflussung der Knoten untereinander vollzieht, Aufschluß geben konnten, wurden sie in der Weise modifiziert, daß auch der Einfluß dauernder und vorübergehender Klemmung miteinander verglichen wurde. Die vor dem Versuch gequetschten Sprosse krümmten sich normal, nämlich um 73, 80, 65, 74, 78, 70, 72°, und auch die 24 Stunden lang geklemmten Exemplare erreichten fast ihre normale Gleichgewichtslage; ihre Winkel betrugen 60, 70, 45, 62, 78, 79, 70°. Um eine Folge von Zerdrückung und Tötung einzelner Parenchymzellen, die auf Schnitten festgestellt wurde, kann es sich also bei der Schädigung durch die Klemmung nicht wohl handeln. Um zu entscheiden, ob die Klemmung den Wasserstrom zwischen dem oberen und dem unteren Knoten gehindert hatte und dadurch vielleicht eine Reaktionsschädigung zustande gekommen war, wurde eine Anzahl von Sprossen verschieden stark geklemmt und ihre Aufkrümmung verfolgt. Dann wurden sie aus dem feuchten Kasten herausgebracht und mit ihrer Basis in Wasser eingestellt. Es wurde dann darauf geachtet, wo ein Welken über der Klemmvorrichtung eintrat. Es blieben mehrere Sprosse, die kaum mehr eine Aufkrümmung geleistet hatten, ziemlich frisch; es konnte also die Wasserleitung nicht völlig unterbunden sein. Es erscheint also nach dem Versuch fraglich, ob die Reaktionshemmung mit einer Unterbrechung der Wasserbewegung zwischen oberem und unterem Knoten in Zusammenhang steht.

C. Die Dorsiventralität der Sprosse.

Nach Miehe sind die *Tradescantia*-Sprosse orthotrop und radiär. Es wird nur äußerlich eine Dorsiventralität vorgetäuscht durch die Stellung der Blätter zum Licht. In bezug auf die geo-

tropischen Eigenschaften sollen aber keine Verschiedenheiten zwischen den einzelnen Flanken des Sprosses bestehen. Demgegenüber ließ sich jedoch eine ausgesprochene Dorsiventralität im Verhalten des *Tradescantia*-Sprosses feststellen.

Die Sprosse bilden in Gleichgewichtslage einen bestimmten Winkel mit der Vertikalen, dessen Größe von der Art abhängt; dieser Ablenkungswinkel, der mit ε bezeichnet werden soll, beträgt bei *Tradescantia zebrina* 10—20°, er wurde z. B. an kräftigen Stecklingen, wie sie zur Vermehrung benutzt wurden und wie sie zu Versuchen dienten, zu 10, 12, 15, 20, 11, 10, 14, 13° bestimmt. Jüngere Seitensprosse zeigen oft größeren Winkel ε. Zu den Versuchen wurden außer Stecklingen nur Zweige älterer Sprosse verwendet, die um 10—20° von der Vertikalen abwichen. *Tradescantia fluminensis* steht etwas steiler. Aus Miehes Tabellen geht hervor, daß auch in seinen Versuchen die Sprosse sich tatsächlich nie in die Vertikale einstellten.

Die Sprosse sind auch keineswegs radiär; stets ist in Gleichgewichtslage die Seite nach oben gewandt, nach der die Blattoberseiten sehen, sie soll im folgenden als Dorsalseite bezeichnet werden. Wenn Miehe angibt, daß Sprosse sich vollkommen gleich aufkrümmen, gleichgültig, ob sie horizontal auf die Ventral- oder Dorsalseite gelegt werden, so trifft das nicht zu. Die ersteren *(a)* brauchen, um ihre Gleichgewichtslage zu erreichen, nur einen Winkel von $(90 - \varepsilon)^0$ zu beschreiben, die anderen *(b)* dagegen einen Winkel von $(90 + \varepsilon)^0$. Die Sprosse erreichen dabei aber sämtlich ihre Ruhelage etwa zu gleicher Zeit, die Geschwindigkeit ihrer Bewegung ist also verschieden, wie aus folgenden Zahlen hervorgeht. Die Winkel betrugen bei einer Serie *a* nach 2 Tagen 30, 38, 42, 20, 55, 43°, bei Serie *b* 58, 60, 45, 82, 76, 73°. Die Sprosse der Serie *a* kamen nach 8 Tagen zur Ruhe bei 81, 78, 65, 72, 74, 74, 77°, die Sprosse der Serie *b* bei 102, 115, 98, 102, 105, 103°.

Die Ruhelage der Sprosse veränderte sich durch den Aufenthalt im Dunkelzimmer während des Versuches nicht. Ob auch längere Kultur bei völliger Dunkelheit ohne Einfluß bleibt, muß ich dahingestellt sein lassen, nachdem ich beobachtet habe, daß völlig im Dunkeln ausgetriebene Achselsprosse auffallend steil stehen, zum Teil sogar in die Vertikale einrücken.

Die Dorsiventralität der Sprosse zeigt sich auch in dem De Vriesschen Flankenstellungsversuch (1, 4): wird ein Sproß auf eine

Flanke horizontal gelegt, so erfolgt seine Krümmung in einer nach der Ventralseite geneigten Ebene, also schräg aufwärts, und der Gipfel erreicht auf diese Weise auch wieder seine charakteristische Gleichgewichtslage, die um ε^0 von der Vertikalen abweicht.

Auf dem Klinostaten treten bei Drehung um die horizontale Längsachse dorsalkonvexe Krümmungen ein. Sie wurden schon kurz von Luxburg (12) erwähnt, und er wies auf die Möglichkeit einer Dorsiventralität der Sprosse hin; die Folgen, die sich daraus für die Deutung der Mieheschen Versuche über Reizleitung ergeben, wurden jedoch übersehen. Dieselben Krümmungen wurden auch auf dem intermittierenden Klinostaten bei abwechselnder Reizung der beiden Flanken (je 10 Minuten) beobachtet. Kniep (10) hat diese Methode angewandt, um die Epinastie von Laubblättern rein zum Ausdruck zu bringen. Die Frage, ob es sich auch hier um Epinastie handelt oder um positiven Geotropismus [Lundegårdh (18)], wurde von mir nicht untersucht. Aufschluß geben aber die von meinen Beobachtungen über das dorsiventrale Verhalten der *Tradescantia*-Sprosse ausgehenden Untersuchungen von F. Rawitscher (14).

Für die Versuche über die Reizleitung war die Anwendung der allerverschiedensten Reizlagen notwendig, und es galt festzustellen, wie die Aufkrümmung aus diesen vor sich geht. Bei nicht dorsiventralen Organen erfolgt die Reaktion stets so, daß die in der Reizlage nach oben weisende Seite konkav wird. Bei den dorsiventralen Sprossen zeigten sich die Verhältnisse nicht so einfach. Man wird sich am leichtesten orientieren mit Hilfe des in Fig. 3 gegebenen Schema, in welchem die Aufkrümmungsrichtung bei den verschiedensten Lagen eines basalfixierten Sprosses durch Pfeil angegeben ist. Die Dorsalseite der Sprosse ist punktiert, die Ventralseite ausgezogen. Es ist für das Schema angenommen, daß $\varepsilon = 20^0$ beträgt. Die beiden Gebiete entgegengesetzter Krümmungen sind, um sie deutlicher hervorzuheben, verschieden schraffiert. Es fällt sofort auf, daß das Gebiet der dorsalkonvexen Reaktion größer ist als das der ventralkonvexen. Es sei besonders betont, daß aus der inversen Vertikallage, als bei Einstellung in 270^0, stets Dorsalkonvexkrümmung erfolgte. Bei Drehung um mehr als $(270 + \varepsilon)^0$ dagegen trat stets ventralkonvexe Reaktion ein. Wurde aber eine Anzahl von Sprossen in Lagen des dazwischen liegenden Bereiches (unschraffiert) eingestellt, so vollführten einige von ihnen dorsalkonvexe, andere ventralkonvexe Krümmungen. Dies

Ergebnis läßt sich mit der Annahme einer reizlosen labilen Ruhelage an der Grenze von Dorsal- und Ventralkonvexkrümmungen vereinigen. Eine solche hat, auf meinen Beobachtungen fußend, F. Rawitscher (15) für die Lage $(270 + \varepsilon)^0$ festgestellt.

Das in Fig. 3*b* gegebene Schema gilt für die Aufkrümmung von apikal fixierten Sprossen. In stabiler Ruhelage befindet sich ein solcher, wenn seine Spitze nach unten und die Dorsalseite nach oben gekehrt ist und wenn er mit der Vertikalen den Winkel ε bildet. Aus allen anderen Lagen streben die an der Spitze fixierten Sprosse dieser einen zu. Auch hier wieder ist das Gebiet der

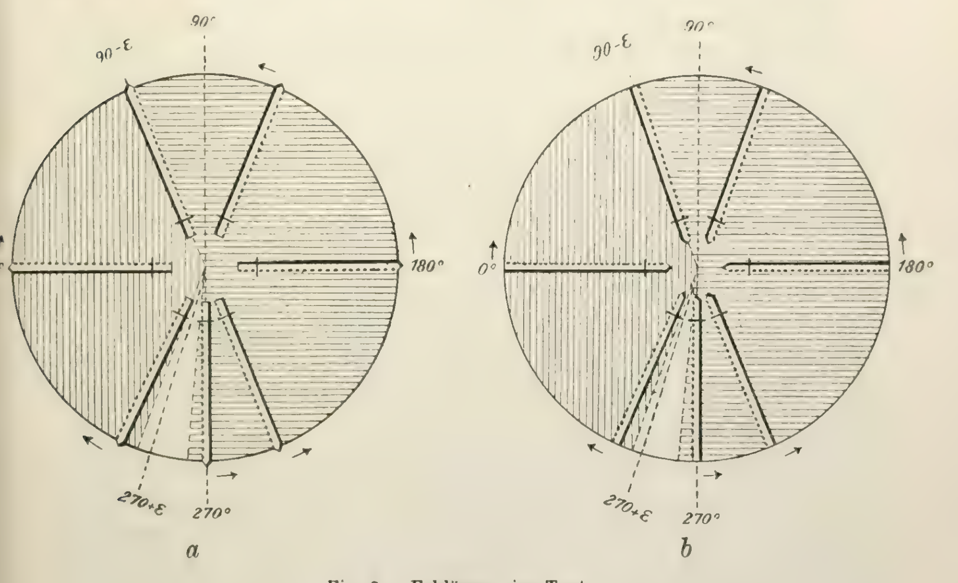


Fig. 3. Erklärung im Text.

Dorsalkonvexkrümmung größer als das der Ventralkonvexkrümmung, und es gibt ein Zwischengebiet, in dem beide auftreten. Es herrscht also große Übereinstimmung mit den Verhältnissen bei den basalbefestigten Sprossen. Doch besteht ein wesentlicher Unterschied: die an der Spitze befestigten, in Reizlage gebrachten Sprosse streben der stabilen Ruhelage bei $(90 - \varepsilon)^0$ nicht nur zu, sondern überschreiten sie, ohne in sie zurückzukehren. Diese Überkrümmungen sollen weiter unten ausführlicher besprochen werden.

Mit Hilfe von Fig. 3*a* und 3*b* läßt sich für jede Reizlage vorhersagen, in welcher Weise die Aufkrümmung vor sich gehen

muß, was für die weiteren Versuche von Bedeutung sein wird. Die Zwischengebiete, für welche sich die Krümmungsrichtung nicht im voraus feststellen läßt, wurden im folgenden als Reizlagen gemieden.

D. Reizleitungsversuche.

Überkrümmungen apikal fixierter Sprosse hat schon Miehe bei Horizontallegen derselben beobachtet. Er denkt daran, daß das Festhalten der Spitze in Reizlage die Gleichgewichtslage der unteren Knoten verändern könnte.

Der frei bewegliche basale Teil hatte bei seinen Versuchen Winkel bis zu 120° beschrieben. Ich erhielt an intakten Sprossen — Miehe hatte meistens mit dekapitierten gearbeitet — meistens viel größere Winkel, 170—190° in 12 Tagen, einmal sogar 212°. Eine Rückregulierung trat nie ein, obgleich an mehreren Exemplaren festgestellt werden konnte, daß sie dann noch immer reaktionsfähig waren: in neue Reizlage gebracht, vollführten sie noch deutliche Krümmungen. Die Überkrümmungen von der erwähnten Stärke treten nur auf bei jungen Internodien, welche noch als Ganzes an der Reaktion teilnehmen, wo also die reagierende Zone eine bedeutendere Länge besitzt. Die Knoten der älteren Internodien dagegen können nur schwächere Überkrümmungen leisten. Die Winkel, die solche durchlaufen, bis sie zur Ruhe gelangen, betragen höchstens 140—160°.

Bei basaler Befestigung der Sprosse werden Überkrümmungen, wenn sie überhaupt eintreten, was selten der Fall ist, sofort rückreguliert, sie bleiben auch immer nur schwach. Nur bei apikaler Fixierung — darauf weist auch Miehe hin — sind sie von Dauer und bedeutender Stärke. Das Verhalten der Sprosse erinnert an die *Sorghum*- und *Setaria*-Keimlinge Darwins (3), die, an der Spitze fixiert, horizontal gelegt waren und sich dann spiralig einrollten. Wie Darwin den Grund darin sieht, daß von der dauernd geotropisch gereizten Spitze der Reiz nach den unteren Partien geleitet werde und dauernd Krümmung auslöse, so könnte man auch hier an die Wirkung einer Reizleitung von der Spitze zu den Knoten denken.

Legten auch die Überkrümmungserscheinungen an apikal fixierten Sprossen den Gedanken an eine Reizleitung nahe, so konnte durch besondere Versuche doch gezeigt werden, daß eine solche nicht besteht. Es galt, eine solche Anordnung zu treffen, daß ein oberer

Knoten des Sprosses eine andere Reizlage einnahm als der nächstuntere. Dann mußte zu erkennen sein, ob der obere den unteren in seiner Krümmung beeinflußt oder ob der untere seiner eigenen Lage gemäß reagiert. Dies war auch Miehes Gedanke, als er seinen „Biegungsversuch" anstellte; doch ist bereits darauf hingewiesen worden, daß er nicht beweisend ist.

Eine günstigere Anordnung, welche vor allem auch jede künstliche Biegung vermied, ließ sich auf folgende Weise erreichen: es wurden Sprosse mit drei Knoten je nach Bedarf auf die Dorsal- oder Ventralseite horizontal gelegt und in der Mitte, d. h. im 2. Internodium, befestigt. Nach wenigen Tagen hatten sich Basis und Spitze um 70° oder mehr aufgekrümmt. Nachdem die Sprosse auf diese natürliche Weise gebogen waren, wurden sie in neue Reizlagen eingebracht und ihr Verhalten beobachtet. Sie waren dann noch gut reaktionsfähig. Wie besondere Versuche zeigten, vermag ein junger Knoten 3—4 mal hintereinander Krümmungen von 70—80° auszuführen, die Reaktionsfähigkeit läßt erst nach 10—12 Tagen deutlich nach. Ältere Knoten sind weniger leistungsfähig. Für die folgenden Versuche kommt der 1. und 2. Knoten in Betracht.

Es waren acht verschiedene Lagen, in welche die auf oben beschriebene Weise gebogenen Sprosse zur Entscheidung der Reizleitungsfrage eingebracht wurden. Aus der großen Zahl der Versuchsexemplare ist für jede Lage eines ausgewählt und sein Krümmungsverlauf in Fig. 4 unter Benützung der beobachteten Krümmungswinkel schematisch wiedergegeben. Die Ventralseiten der Sprosse sind dick ausgezogen, die Knoten dunkel ausgefüllt und die Fixierungsstellen durch Querstrich bezeichnet. Bei *I*, *V* und *VIII* ist die Krümmungsrichtung der einzelnen Knoten des Sprosses eine verschiedene. Der erste Knoten von *I* ist im Versuch dorsalkonvex geworden, der zweite dagegen ventralkonvex; bei *V* und *VIII* ist es umgekehrt. Aus der verschiedenartigen Reaktion der beiden Knoten ist zu schließen, daß der untere vom oberen unabhängig reagiert, daß keinerlei Reizleitung von oben her stattfindet.

Wenn bei *II*, *III* und *VII* der zweite Knoten sich in derselben Richtung krümmt wie der erste, so handelt es sich auch dort nicht um Reizleitung von oben her; er reagiert nur seiner eigenen Lage gemäß. Das ergibt sich aus folgender Überlegung: aus Fig. 3 läßt sich die Richtung ersehen, in der sich ein Sproß als Ganzes aus seiner Reizlage aufkrümmt. In derselben Weise

funktioniert natürlich auch das einzelne Stengelglied. In Fig. 4 muß daher bei allen Lagen die Reaktion der Sproßspitze so erfolgen, wie Fig. 3*a* angibt; der zweite Knoten dagegen, für welchen die Fixierung eine apikale ist, muß sich wie ein Sproß der Fig. 3*b* verhalten, vorausgesetzt, daß ihm nicht der erste die Krümmungsrichtung diktiert. Für *I* ist demnach zu erwarten: im 1. Knoten dorsalkonvexe Reaktion, im 2. Knoten ventralkonvexe, wie das auch

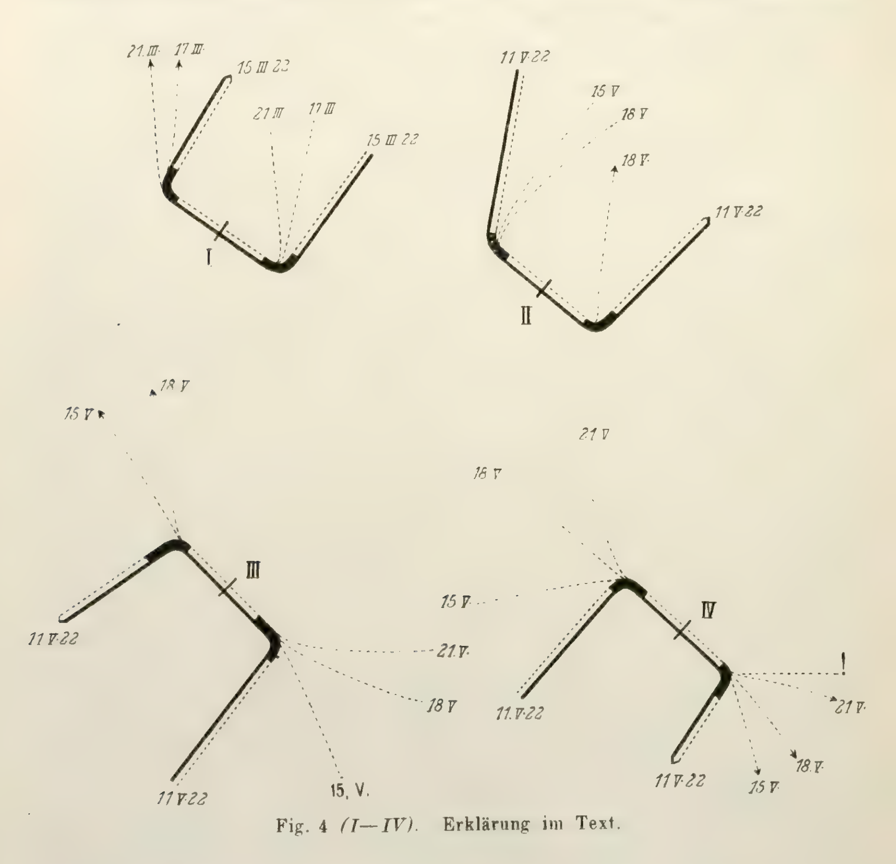


Fig. 4 *(I—IV)*. Erklärung im Text.

tatsächlich eingetreten ist. Bei *II* und *III* dagegen müssen nach Fig. 3*a* und 3*b* beide Knoten ventralkonvex, bei *VII* beide dorsalkonvex werden.

Bei *VII*, auch bei *V* u. a. wird es deutlich, daß der 2. Knoten sich noch weiter krümmt, wenn auch der obere längst in seine Gleichgewichtslage eingerückt ist. Für das Zustandekommen einer Reaktion im unteren Knoten ist es also nicht notwendig, daß der

obere einen Reiz empfängt; auch hier also ein Nachweis, daß eine Reizleitung nicht vorhanden ist. Sensorische und motorische Phase des geotropischen Reizvorgangs sind nicht auf zwei verschiedene Stengelglieder verteilt.

Wie kommen aber dann die Überkrümmungen frei beweglicher basaler Teile zustande? Eine Erklärungsmöglichkeit ergibt sich aus dem Verhalten der einzelnen Teile eines Stengelgliedes bei der

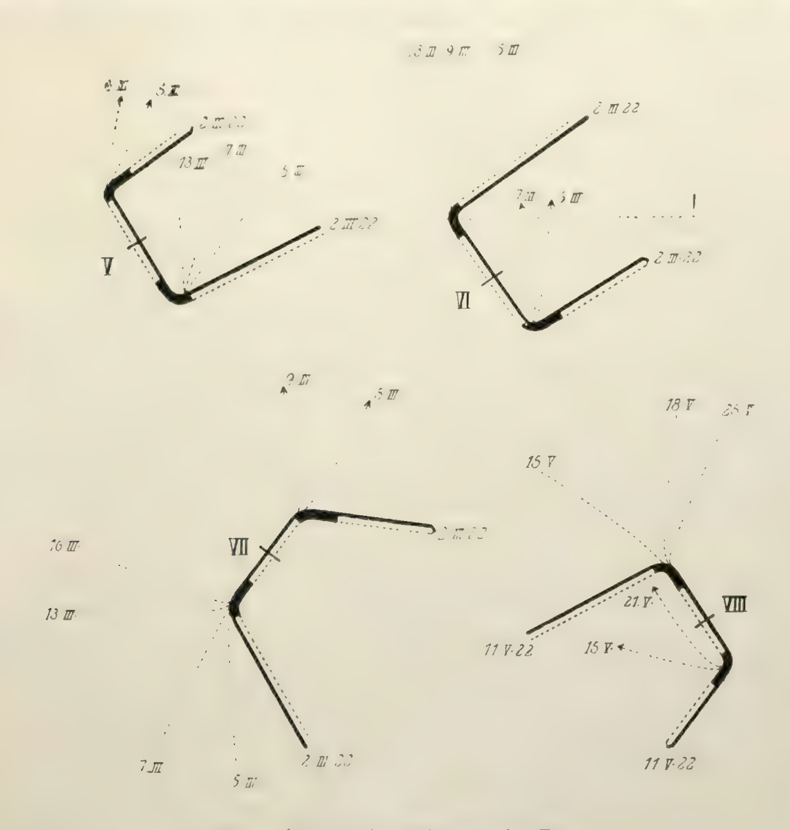


Fig. 4 *(V—VIII)*. Erklärung im Text.

geotropischen Reaktion. Ein ausgebildetes Stengelglied, d. h. der Abschnitt von einem Blattansatz bis zum nächsten, umfaßt das Internodium und den Knoten, der etwa 12 mm lang ist und allein die Krümmung leistet. Wird ein Sproß, an der Basis befestigt, horizontal gelegt, so rückt der Knoten bei der Krümmung nur mit seinem oberen Teil in die Gleichgewichtslage ein; der untere, der Knotenplatte benachbarte Teil kann aber nie aus der Reizlage

herauskommen, da er der Befestigungsstelle zunächst liegt. Trotzdem hört die Reaktion auf. Jedenfalls ist also für den Verlauf derselben die Lage des oberen Knotenteils maßgebend und nicht die des unteren. Stimmt das, so lassen sich auch die Überkrümmungserscheinungen einfach erklären. Im Fall der apikalen Fixierung bleibt der obere Knotenteil, wie das ganze Internodium, immer in der Horizontallage, nur der untere Knotenteil kann aus ihr heraustreten. Ist seine Lage aber unwesentlich, und diktiert der obere Knotenteil die Reaktion, so muß es zur Überkrümmung kommen.

In Zusammenhang damit ist die Frage von Interesse, wie weit die einzelnen Teile des Knotens an der motorischen Phase des geotropischen Vorgangs beteiligt sind. Darüber geben Wachstumsmessungen Auskunft. Als Beispiel diene Tab. 1. Aus ihr geht hervor, daß die Krümmung durch Wachstum des unteren Knotenteils geleistet wird. Eine basale Zone von 3—5 mm stellt schon beim 2. Knoten die allein wachstumsfähige Zone dar. Da also der obere Knotenteil die Reaktion zu diktieren scheint, diese aber im unteren Teil ausgeführt wird, so muß wohl eine Reizleitung wenigstens innerhalb des Knotens vorhanden sein. Ob auch das Internodium, dessen Lage ja immer dieselbe ist wie die des oberen Knotenteils, sich am Perzeptionsvorgang mit beteiligt, läßt sich nicht entscheiden.

Tabelle 1. *Tradescantia zebrina.*

Vom 20. V. bis 24. V. 22 in Gleichgewichtslage, am 24. V. 22 horizontal gelegt.

2. Stengelglied.

Markenabstand auf der Konkavseite[1])				
in Gleichgewichtslage			in Reizlage	
am 20. V.	am 22. V.	am 24. V.	am 26. V.	am 28. V.
25,0	26,0	27,5	30,5	33,5
28,0	29,0	29,5	31,0	32,5
30,5	30,5	30,5	30,5	30,5
31,5	31,5	31,5	31,5	31,5
34,0	34,0	34,0	34,0	34,0
37,5	37,5	37,5	37,5	37,0
36,5	36,5	36,5	36,5	36,5

1) Die Markenabstände sind bei allen Tabellen in der Reihenfolge von unten nach oben angegeben.

Nach Haberlandt (6) enthält nur der Knoten Statolithenstärke, nach oben zu in das Internodium hinein verliert sie sich. Das würde nicht für eine Perzeptionsfähigkeit des Internodiums sprechen. Anders liegen die Verhältnisse natürlich bei ganz jungen Stengelgliedern, die noch in ihrer ganzen Ausdehnung Wachstum besitzen. So nimmt das 1. Stengelglied gewöhnlich noch als Ganzes an der Krümmung, also sicher am Perzeptions- und Reaktionsvorgang, teil. Es enthält auch überall verlagerbare Stärke.

Bei Voraussage der Krümmungen in Fig. 4 wurde stets angenommen, daß die Lage des oberen Knotenteils die Richtung bestimmt. Das bestätigte sich auch überall durch den Ausfall der Versuche. Nur bei zwei Lagen traten Krümmungen ein, die durch obige Annahme nicht erklärt werden können; es handelt sich um die Lagen *IV* und *VI*. Im 2. Knoten von *VI*, wo nach ihr dorsalkonvexe Krümmung zu erwarten war, trat ventralkonvexe ein. Um eine Beeinflussung durch den oberen Knoten kann es sich dabei nicht handeln, dieser krümmt sich selbst dorsalkonvex, also gerade im entgegengesetzten Sinn. Bei *IV* zeigt der 1. Knoten die anomale Krümmung, er wird ventralkonvex anstatt dorsalkonvex gebogen. Da sich hier eine so auffallende Abweichung von allem vorher Beobachteten zeigte, wurde ganz besondere Sorgfalt auf diese Versuche verwendet. Sie wurden z. B. auch bei einseitiger, gegensinnig gerichteter Beleuchtung wiederholt, doch überdeckte die ventralkonvexe Krümmung die phototropische Reaktion völlig. Der 1. Knoten von Lage *IV* und der 2. Knoten von Lage *VI* verhalten sich im Gegensatz zu allen anderen so, als ob die Lage des unteren Knotenteils die Reaktionsrichtung bestimme. Das wird besonders deutlich, wenn man die Aufkrümmung der drei in Fig. 5 wiedergegebenen Sprosse vergleicht: ein gebogener Sproß ist dort in Lage *IV* aufgestellt, ein gerades Kontrollexemplar so, daß es in seiner Lage mit dem oberen, ein zweites so, daß es mit dem unteren Knotenteil von Knoten 1 der Lage *IV* übereinstimmt. Der 1. Knoten von *IV* krümmt sich im Versuch wie das letztere Exemplar. Das könnte dafür sprechen, daß nicht, wie sonst, der obere, sondern der untere Knotenteil die Krümmungsrichtung diktiert. Auffallend ist, daß ein solches Verhalten gerade in den beiden Fällen eintritt, wo das in Betracht kommende Stengelglied — bei *IV* das erste, bei *VI* das zweite — mit seiner Spitze abwärts und seiner Ventralseite nach oben gekehrt ist. Das legt nahe, daran zu denken, daß vielleicht eine Umkehr der Polarität

im Stengelglied vor sich gehen könnte, welche physiologische Funktionen des oberen und unteren Knotenteils miteinander vertauscht. Dieselben Lagebedingungen — Spitze nach unten, Ventralseite nach oben gekehrt — sind übrigens auch im 2. Knoten von *VIII* verwirklicht; doch ließ sich hier nicht unterscheiden, welcher Knotenteil die Reaktion diktiert, denn beide müssen ihrer Lage nach dorsalkonvexe Krümmung bestimmen.

Auf der anderen Seite liegt es nahe, den Autotropismus zur Erklärung der in den Lagen *IV* und *VI* auftretenden Krümmungen heranzuziehen. F. Rawitscher (14) beobachtete an den *Tradescantia*-Knoten das Bestreben, ihre Krümmungen durch Autotropismus auszugleichen. Diese Erscheinung wurde auch bei meinen Versuchen hier und da deutlich: so führte z. B. ein in Lage *VIII* be-

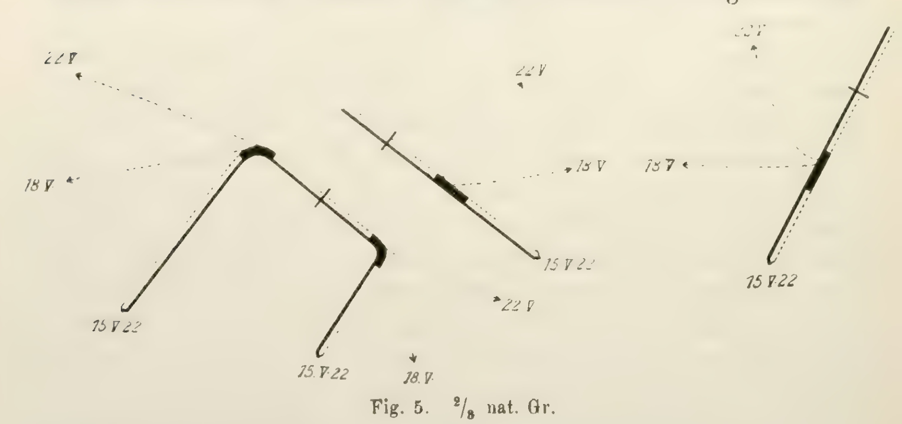


Fig. 5. $^2/_8$ nat. Gr.

findlicher Sproß mit seiner Spitze zunächst eine Bewegung im Sinne der Geradestreckung aus, erst dann trat die erwartete geotropische Krümmung ein. Kehren wir zu den Ausnahmelagen *IV* und *VI* zurück! Es ist möglich, daß z. B. bei *IV* der Autotropismus zunächst das 1. Stengelglied bis in seine labile Ruhelage und über sie hinaus ins Gebiet der ventralkonvexen Krümmungen hineinträgt; von da ab muß dann auch der Geotropismus im gleichen Sinne weiter wirken. Auch für das Verhalten des 2. Knotens in Lage *VI* kann man den Autotropismus in ähnlicher Weise verantwortlich machen. Ob in diesen beiden Fällen der Autotropismus allein ausreicht, die abweichenden Krümmungen zu erklären, muß unentschieden bleiben, da besondere Versuche zur Klärung dieser Frage nicht unternommen wurden. Es ist möglich, daß Polaritätsumkehr und Autotropismus zusammen das Verhalten der Sprosse bestimmen.

E. Erfolgt eine Regulierung der Krümmungen durch die Spitze?

Nach Miehe kann die Aufkrümmung eines Sprosses, der horizontal gelegt wird und den man an einem Ende fixiert, im Laufe des Versuches sowohl in einem einzigen Knoten festgelegt als auch durch Beteiligung mehrerer Knoten, deren Krümmungen bestehen bleiben, geleistet werden. Die Beobachtung, daß in letzterem Fall mehrere Knoten reagieren, jeder aber nur so stark, daß der Gipfel in die Vertikale einrückt, bringt ihn auf den Gedanken, daß die Gleichgewichtslage des einzelnen Knotens vielleicht nicht eine ganz bestimmte, unveränderliche ist, sondern daß sie je nach Bedürfnis verändert werden kann. Und zwar sollen die oberen Teile, im besonderen die Spitze, die Krümmungsstärke des unteren Knotens regulieren. Er hält zwar andere Erklärungsmöglichkeiten, z. B. die Annahme einer beschränkten Reaktionsfähigkeit der unteren Knoten, für ebenso naheliegend, und gewisse Tatsachen scheinen ihm sogar gegen eine Spitzenregulation zu sprechen. Auf der anderen Seite schließt er aber dann aus den Überkrümmungserscheinungen, daß unter gewissen Umständen tatsächlich die Gleichgewichtslage eines Knotens verändert werden kann, und er rechnet daher sehr stark mit der Möglichkeit einer Regulation der Sproßaufkrümmung durch die Spitze.

Die Beobachtungen, die Miehe daran denken ließen, kann ich nun nicht bestätigen. Tatsache ist, daß alle Krümmungen zunächst stets durch mehrere Knoten geleistet werden; schließlich werden sie dann aber immer, setzt man den Versuch nur lange genug fort, in dem Knoten festgelegt, welcher der Fixierungsstelle zunächst liegt, während die anderen Knoten sich geradestrecken. Allerdings habe ich gelegentlich beobachtet, daß geringe Krümmungen zurückblieben, doch handelte es sich dann immer um ältere Knoten, die nach längerer Versuchsdauer nicht mehr sehr reaktionsfähig waren. Mehrfach wurde das durch Einbringen in neue Reizlagen nachgewiesen. Jedenfalls hat die Erscheinung, daß mehr als ein Knoten eine bleibende Krümmung aufweist, als anomal zu gelten; sie war außerordentlich selten zu finden.

Damit fällt jede Veranlassung, eine Regulierung durch die Spitze anzunehmen, fort, um so mehr, da die Lokalisation der Krümmung in einem Knoten und die Geradestreckung der anderen durch die Annahme ihrer Autonomie ausreichend erklärt werden

kann. Die Geradestreckung der von der Fixierungsstelle weiter abliegenden Knoten besteht einfach darin, daß diese durch den Knoten, welcher dieser Stelle am nächsten ist, in neue Reizlagen hineingetragen werden, in denen Krümmungen veranlaßt werden, welche den ursprünglichen entgegengesetzt sind und sie also ausgleichen.

Für den Fall der basalen Befestigung der Sprosse liegt diese Erklärung ja auf der Hand. Daß sie auch zutreffend ist, zeigt

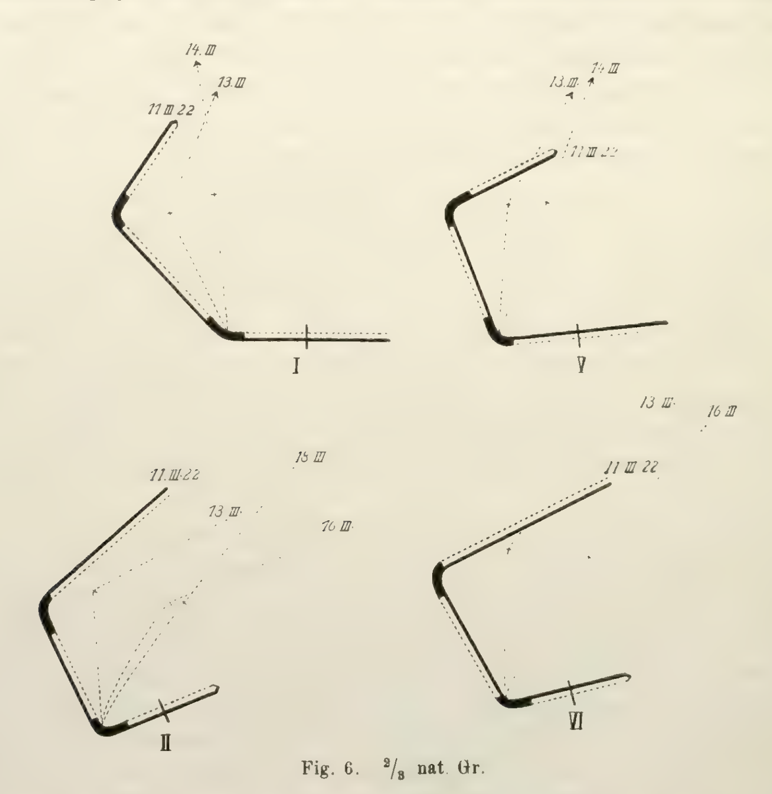


Fig. 6. $^{2}/_{3}$ nat. Gr.

ein Versuch, der in Fig. 6 dargestellt ist. Es wurden wieder die natürlich gebogenen Sprosse verwendet, aber basal fixiert. Als Reizlagen wurden diejenigen gewählt, die *I* und *V* in Fig. 4 entsprechen. Es folgt daraus z. B. für den 1. Knoten von (*I* in Fig. 6) dorsalkonvexe, für den 2. Knoten ventralkonvexe Krümmung, d. h. es muß die ursprüngliche Krümmung des 1. Knotens rückgängig gemacht werden, beim 2. Knoten muß sie sich so lange verstärken, bis er die Gleichgewichtslage erreicht hat. Ähnlich wie dieser

Versuchssproß verhält sich jeder, der, etwa horizontal auf seine Ventralseite gelegt, sich zunächst in seinen zwei Knoten krümmt. Nur wird die Rückbiegung des oberen schon einsetzen, ehe er die in Fig. 6 angewandte Lage erreicht hat; da sie eingeleitet wird, sobald die Ruhelage des Knotens überschritten wird, so kommt eine deutliche Überkrümmung überhaupt meistens gar nicht zustande. Der Ausfall des Versuchs zeigt jedenfalls, daß auch bei sehr starker ursprünglicher Krümmung des 1. Knotens dieser sich geradestreckt und nur der basale Knoten bleibende Biegung aufweist. Fig. 6 *V* zeigt dasselbe für einen Sproß, der horizontal auf seine Dorsalseite gelegt wird.

Bei apikaler Fixierung der Sprosse erklärt sich die Geradestreckung des von der Befestigungsstelle weiter abliegenden Knotens auf dieselbe Weise. *VI* in Fig. 6 entspricht der Lage *VI* in Fig. 4; es muß also der 1. Knoten dorsalkonvex reagieren, der 2. dagegen ventralkonvex, wodurch Geradestreckung zustandekommt. Komplizierter sind die Verhältnisse bei *II* in Fig. 6. Die Lage entspricht *II* in Fig. 4. Daraus folgt ein Ventralkonvexwerden der beiden Knoten, d. h. beide verstärken zunächst ihre ursprüngliche Krümmung. Doch bald beschränkt sich dies auf den 1. Knoten; denn es wird der 2. durch ihn in eine neue Reizlage hineingetragen, in welcher in jedem Fall, sei nun unterer oder oberer Knotenteil für die Reaktion das Maßgebende, seine Krümmung dorsalkonvex werden muß. Es tritt also wenigstens von da ab Rückgang der ursprünglichen Biegung ein, was sich auch im Versuch bestätigte.

Die Geradestreckung ist also nicht ein besonderer Vorgang, der eigenen Gesetzen folgt, sondern sie ergibt sich bei den angewandten Versuchsanordnungen als natürliche Folge aus der Selbständigkeit eines jeden Knotens; vergleiche jedoch auch das über den Autotropismus Gesagte; selbstverständlich unterstützt diese Erscheinung noch die Geradestreckung. Bleibende Überkrümmungen in älteren Knoten finden im Nachlassen der Reaktionsfähigkeit eine einfache Erklärung.

F. Die Ursachen der Krümmungsunfähigkeit nach Dekapitation.

Aus dem Vorhergehenden ergibt sich, daß nicht der Ausfall einer geotropischen Reizleitung von oben her schuld ist an der Krümmungsunfähigkeit eines Knotens nach Entfernen der oberen

Teile. Jeder Knoten perzipiert und reagiert für sich, allerdings nur solange er in normaler Verbindung mit dem oberen steht. Wird diese unterbrochen durch Dekapitation, Verwundung oder Klemmung, so arbeitet er nicht mehr in normaler Weise. Es ist zweierlei möglich: daß durch die Eingriffe die Perzeptionsfähigkeit des Knotens gestört wird oder daß er keine Krümmung mehr ausführen kann. Nachwirkungsversuche sind, wie bei Miehe ausgeführt, ungeeignet zur Entscheidung dieser Frage. Dagegen ergaben Wachstumsmessungen an normalen Knoten und dekapitierten, d. h. solchen, über denen der nächstobere entfernt war, einen Einblick in die Wirkungsweise der Dekapitation. Sie wurden an bewurzelten Sprossen vorgenommen.

Die Angabe Luxburgs (12), daß die geotropische Reaktion der Knoten unter Beschleunigung des mittleren Wachstums vor sich geht, bestätigte sich. Die bei der Krümmung konkav werdende Seite des Sprosses zeigt während der Reaktion gesteigerten Zuwachs, wie in Tab. 1 deutlich wird. Miehe hat nur sehr wenige Messungen an älteren Knoten ausgeführt und sie dann auf ihre Reaktionsfähigkeit untersucht. Er glaubt, daß ausgewachsene Knoten, wenn sie geotropisch gereizt werden, ihr Wachstum wieder aufnehmen und noch eine Reaktion ausführen. Die Nachprüfung ergab eine Bestätigung seiner Annahme (Tab. 2).

Tabelle 2. *Tradescantia zebrina.*

Vom 20. V. bis 26. V. 22 in Gleichgewichtslage, am 26. V. 22 horizontal gelegt.

3. Knoten.

Markenabstand auf der Konvexseite					
in Gleichgewichtslage				in Reizlage	
am 20. V.	am 22. V.	am 24. V.	am 26. V.	am 27. V.	am 29. V.
43,5	44,0	44,0	44,0	46,5	50,5
47,0	47,0	47,0	47,0	47,5	47,5
45,5	45,5	45,5	45,5	45,5	45,5
49,0	49,0	49,0	49,0	49,0	49,0

Die Wirkung der Dekapitation auf die Wachstumsverhältnisse wurde hauptsächlich an jüngeren Knoten, die eine ausgedehntere Wachstumszone besitzen, untersucht. Aus einer größeren Anzahl von Messungen seien einige in Tab. 3 wiedergegeben. Sie wurden

an den gleichalterigen Knoten dreier verschiedener Pflanzen ausgeführt. Der intakte zeigt starken Zuwachs, bei dem einen der dekapitierten ist zunächst noch ein ganz geringes Wachstum zu verzeichnen, beim anderen ist es vollkommen unterdrückt. Mißt man ein und denselben Knoten vor und nach Dekapitation, so wird die Wirkung derselben noch deutlicher. Aus Tab. 4 geht hervor, daß das starke Wachstum sofort vollkommen oder fast vollkommen aussetzt; Einbringen in Reizlage allerdings kann auch dann zunächst noch eine kleine Steigerung hervorrufen. Damit steht in Einklang, daß die dekapitierten Knoten oft noch Krümmungen bis zu 10° und 20° ausführen können.

Tabelle 3. *Tradescantia zebrina.*

1. Versuchspflanze 1. Knoten (intakt).				2. Versuchspflanze 1. Knoten (dekapitiert).				3. Versuchspflanze 1. Knoten (dekapitiert).			
am 29. VI.	am 1. VII.	am 2. VII.	am 3. VII.	am 29. VI.	am 1. VII.	am 2. VII.	am 3. VII.	am 29. VI.	am 1. VII.	am 2. VII.	am 3. VII.
20,0	25,0	27,5	30,5	26,0	26,5	26,5	26,5	32,0	33,5	34,0	34,0
17,5	22,5	26,5	31,5	31,0	31,0	31,0	31,0	27,0	28,0	28,0	28,0
20,0	22,0	23,5	24,0	43,0	43,0	43,0	43,0	31,5	31,5	31,5	31,5
25,5	26,5	26,5	26,5	36,5	36,5	36,5	36,5	38,0	38,0	38,0	38,0

Tabelle 4. *Tradescantia zebrina.*

Vom 29. VI. bis 2. VII. 22 intakt, am 2. VII. 22 dekapitiert, am 3. VII. 22 horizontal gelegt.

1. Stengelglied.

Intakt			Dekapitiert		
				in Reizlage	
am 29. VI.	am 1. VII.	am 2. VII.	am 3. VII.	am 5. VII.	am 6. VII.
15,0	17,0	18,5	18,5	19,5	19,5
21,5	24,0	27,5	27,5	29,5	29,5
25,0	31,0	34,5	34,5	36,0	36,0
31,0	37,5	40,0	40,0	40,0	40,0
36,0	39,0	39,5	39,5	39,5	39,5
28,0	28,0	28,5	28,5	28,5	28,5

Die Messungen zeigten übereinstimmend, daß Dekapitation das Wachstum außerordentlich stark unterdrückt. War auch in einigen Fällen zunächst noch ein schwacher Zuwachs zu verzeichnen, so

hörte er doch bald vollkommen auf. Es wird durch Dekapitation also jedenfalls die motorische Phase des geotropischen Vorgangs gestört. Das schließt jedoch nicht aus, daß die Schädigung sich auch noch auf andere Prozesse erstrecken kann.

Abschnitt III.

Zusammenfassung.

Es zeigte sich bei den knotenlosen Sprossen von *Hippuris* und *Myriophyllum* ein ähnliches Verhalten, wie es Miehe für eine Knotenpflanze, *Tradescantia*, angibt. Es besteht eine Abhängigkeit der Krümmungsfähigkeit eines jeden Internodiums von der nächstoberen Blattansatzstelle; und zwar ist zum normalen Zustandekommen der Reaktion die Erhaltung des meristematischen Gewebes dieser Zone notwendig.

Die Mieheschen Angaben behalten nach vorliegenden Untersuchungen im wesentlichen ihre Gültigkeit. Doch ergaben sich in einzelnen Punkten Abweichungen: Die *Tradescantia*-Sprosse sind nicht orthotrop, sondern plagiotrop. Aus Biegungsversuchen, die unter Berücksichtigung ihrer Dorsiventralität ausgeführt wurden, ergab sich, daß keine Reizleitung von einem oberen Stengelglied zum nächstunteren stattfindet; jedes perzipiert selbständig und reagiert seiner eigenen Lage gemäß. Auch die Fixierung der Krümmung in dem Knoten, welcher der Befestigungsstelle zunächst liegt, und die Geradestreckung der übrigen Knoten erklären sich durch die Selbständigkeit des einzelnen Stengelglieds.

Innerhalb des einzelnen Stengelglieds läßt sich jedoch eine perzipierende und eine reagierende Zone voneinander scheiden. Die Lage des oberen Knotenteils ist für die Krümmungsrichtung maßgebend, ausgeführt wird sie, wenigstens in den älteren Knoten, allein vom unteren Knotenteil, dieser allein ist wachstumsfähig. Bei apikaler Fixierung von ganzen Sprossen oder von Stengelgliedern treten stets Überkrümmungen ein, die nicht rückreguliert werden. Sie sind wohl darauf zurückzuführen, daß der obere Knotenteil infolge der Befestigungsweise niemals aus der Reizlage heraustreten kann und in dem unteren Knotenteil dauernd Krümmung induziert.

Wachstumsmessungen an Stengelgliedern bezw. Knoten, denen der nächstobere Knoten geraubt war, zeigten eine fast völlige

Unterdrückung des Wachstums. Es wird durch die Dekapitation also die motorische Phase des geotropischen Vorgangs gestört.

Vorliegende Untersuchungen wurden von Oktober 1920 bis Juni 1922 im Botanischen Institut Freiburg ausgeführt. Es sei mir erlaubt, meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Geheimen Hofrat Prof. Dr. Oltmanns, für die Anregung zu dieser Arbeit und das Interesse, das er ihrem Fortgang entgegenbrachte, zu danken. Ebenso bin ich Herrn Dr. Rawitscher für seine Ratschläge zu großem Dank verpflichtet.

Freiburg, Botanisches Institut; Juli 1922.

Literatur.

1. Czapek, F., Über Richtungsursachen der Seitenwurzeln und anderer plagiotroper Pflanzenteile. Sitzungsber. d. Akad. d. Wiss. Wien, math.-nat. Kl., Bd. 104 I, S. 1197.
2. Darwin, F., On Geotropism and the Localization of the Sensitive Region. Ann. of Bot., 1899, p. 567.
3. Darwin, C. u. F., Das Bewegungsvermögen der Pflanze. Übersetzt von Carus. Stuttgart 1887.
4. de Vries, H., Über einige Ursachen der Richtung bilateral-symmetrischer Pflanzenteile. Arb. a. d. bot. Inst. Würzburg, I, S. 223.
5. Haberlandt, G., Physiologische Pflanzenanatomie, 1918, S. 155.
6. — —, Über die Perzeption des geotropischen Reizes. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., 1900, **18**.
7. — —, Über die Verteilung der geotropischen Sensibilität in der Wurzel. Jahrb. f. wiss. Bot., 1908, **45**.
8. Jost, L., Studien über Geotropismus I. Verteilung der Sensibilität in der Wurzel. Zeitschr. f. Bot., 1912, **4**.
9. Kaiser, J. F., Vergleichende Untersuchungen über den Einfluß von Abtrennungen und Verwundungen auf die geotropische Reaktion von Pflanzenorganen. Diss. Leipzig 1907.
10. Kniep, H., Über den Einfluß der Schwerkraft auf die Bewegungen der Laubblätter und die Frage der Epinastie. Jahrb. f. wiss. Bot., 1910, **48**.
11. Kohl, F. G., Die paratonischen Krümmungen der Gelenkpflanzen. Bot. Zeitung, 1900, **58**.
12. Luxburg, H., Untersuchungen über den Wachstumsverlauf bei der geotropischen Bewegung. Jahrb. f. wiss. Bot., 1905, **41**.
13. Miehe, H., Über korrelative Beeinflussung des Geotropismus einiger Gelenkpflanzen. Jahrb. f. wiss. Bot., 1902, **37**.
14. Rawitscher, F., Epinastie und Geotropismus. Zeitschr. f. Bot., 1923, **15**, Heft 2.
15. Richter, E., Zur Frage nach der Funktion der Wurzelspitze. Diss. Freiburg i. Br. 1902.

16. Rothert, W., Über Heliotropismus. Cohns Beitr. z. Biol. d. Pflanzen, 1896, **12**.

17. Schütze, Über das geotropische Verhalten des Hypocotyls und des Kotyledons. Jahrb. f. wiss. Bot., 1910, **48**.

18. Sierp, H., Neuere Arbeiten über Photo- und Geotropismus. Sammelreferat. Zeitschr. f. Bot., 1919, **11**.

19. Tröndle, A., Der zeitliche Verlauf der geotropischen Reaktion und die Verteilung der geotropischen Sensibilität in der Koleoptile. Jahrb. f. wiss. Bot., 1913, **52**.

Inhalt

des vorliegenden 3. Heftes, Band 62.

JAHRBÜCHER

für

wissenschaftliche Botanik

Begründet

von

Professor Dr. N. Pringsheim

herausgegeben

von

H. Fitting,

Professor an der Universität Bonn a. Rh.

Zweiundsechzigster Band. Viertes Heft

Leipzig

Verlag von Gebrüder Borntraeger

1923

Alle Zusendungen für die Redaktion bittet man **von jetzt ab** zu richten an Herrn **Professor Dr. Hans Fitting in Bonn a. Rh., Poppelsdorfer Schloß.**

„Made in Germany"

Inhalt des vorliegenden Heftes.

Ausgegeben im September 1923.

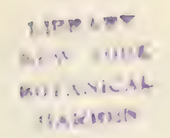
Die Jahrbücher für wissenschaftliche Botanik erscheinen in zwanglosen Heften, von denen 4—6 einen Band bilden. Den Abonnenten werden die Hefte zu einem Vorzugspreis geliefert, der sich beim Einzelverkauf um 25 % erhöht.

Das Honorar beträgt von Heft 4 dieses Bandes ab die Grundzahl 7,5 multipliziert mit dem Teuerungsindex des Buchhandels am Ausgabetage des Heftes. Für Dissertationen wird jedoch kein Honorar gewährt. Den Autoren werden 30 Sonderabdrucke kostenfrei geliefert. Auf Wunsch steht bei rechtzeitiger Bestellung eine größere Zahl von Sonderabzügen zum Selbstkostenpreise zur Verfügung.

Die Unkosten für Änderungen im Text seitens der Herren Autoren während der Korrekturen können künftighin nicht mehr von der Zeitschrift getragen werden. Alle Manuskripte sind deshalb völlig druckfertig an den Herausgeber einzuliefern.

Sofern ein besonderer Umschlag mit Titel gewünscht wird, richtet sich der Preis nach den Gestehungskosten. Hierzu kommen die Kosten für den Buchbinder und das Papier je nach der gewünschten Zahl von Sonderabzügen. — Zusätze, Änderung der Paginierung usw. werden besonders berechnet.

Bei schwarzen oder farbigen Tafeln kann der Preis bis auf weiteres nur von Fall zu Fall festgesetzt werden.



Die Windschutzeinrichtungen an den Spaltöffnungen der Pflanzen.

Von

Hans Gradmann.

Mit 11 Textfiguren.

Abschnitt I.

Fragestellung.

Die Frage nach der Bedeutung der eingesenkten Spaltöffnungen ist schon lange aufgeworfen, aber bis heute noch nicht beantwortet. Im Jahre 1870 brachte E. Pfitzer in der Abhandlung „Beiträge zur Kenntnis der Hautgewebe der Pflanzen" gute Abbildungen und Beschreibungen von verschiedenen sehr charakteristischen Formen: bei *Leptocarpus tenax* R. Br. (Taf. 37, Fig. 1) jede einzelne Spaltöffnung am Grund einer tiefen, oben stark verengten Grube, bei *Hypolaena fasciculata* Mast. (Taf. 37, Fig. 5) die Spalten in Mehrzahl in tiefe Längsrinnen von ähnlicher Querschnittsform versenkt, bei *Elegia nuda* Endl. aber und anderen Restionaceen zwar der Spaltöffnungsapparat in gleicher Höhe mit den übrigen Epidermiszellen, dafür aber innerhalb der Spaltöffnung eine langgestreckte Atemhöhle, von einer wasserundurchlässigen Kutikula ausgekleidet, ganz ebenso wie jene oberflächlichen Einsenkungen. Pfitzer hat nicht nur die Zusammengehörigkeit dieser Formen, sondern auch ihre Beziehung zu den Standortsverhältnissen richtig erkannt. Er zeigt, daß alle diese Restionaceen und ebenso alle Gräser mit ähnlichem Bau im allgemeinen nur in wasserarmen Gebieten oder an trockenen Standorten vorkommen. Er sah also, daß diese Einrichtungen irgendwie der Wasserersparnis dienen mußten, und über ihre Wirkungsweise sagt er nun folgendes (1870, S. 571): „Es

scheint mir einmal klar, daß die Verdunstung stärker sein muß, wenn die Zwischenzellräume durch die Stomata unmittelbar mit der Atmosphäre in Berührung stehen, als wenn zwischen beide noch ein verhältnismäßig umfangreicher, nach außen nur mit einer engen Längsspalte sich öffnender Raum eingeschaltet ist . . . . Während das aus freiliegenden Spaltöffnungen austretende Wassergas sogleich sich in der umgebenden Luft verteilt und der Pflanze als Gas keinen Nutzen mehr bringen kann, wird es bei den genannten Restionaceen in den bedeckten Vorhöfen lange festgehalten und hindert durch seine Anwesenheit weiteren Verlust."[1]) Die Darstellung ist richtig, diese Wirkung der eingesenkten Spaltöffnungen ist ohne Zweifel vorhanden, aber sie erklärt keineswegs die Entstehung solch eigentümlicher Formen. Wenn es sich nur darum handeln würde, die Verdunstung herabzusetzen, so könnte das in viel einfacherer Weise durch Verkleinerung der Spalten oder durch Verringerung ihrer Zahl geschehen. Bis zu einem gewissen Grade ist ja eine solche Reduktion bei all jenen Xerophyten schon eingetreten, und man sieht nicht ein, warum die Reduktion nicht noch weiter gegangen sein sollte, wenn ein Bedürfnis dafür vorgelegen hätte. Aber die Spalten haben eben nicht nur die Aufgabe, die Transpiration zu regulieren, sondern vor allem auch die Kohlensäure in das Innere eintreten zu lassen, und jede Reduktion der Spaltöffnungen würde im selben Maße wie die Transpiration auch die so notwendige Kohlensäureaufnahme herabsetzen. Die Erklärung der eingesenkten Spaltöffnungen und der kutikularisierten Atemhöhlen müßte zeigen, daß gerade diese transpirationshemmenden Mittel vorteilhafter sind als eine einfache Reduktion der Spaltöffnungen, daß sie vielleicht noch eher die Kohlensäureaufnahme ermöglichen als ganz wenige oder ganz kleine Spalten.

Die zweite Etappe in der Erforschung der eingesenkten Spaltöffnungen und verwandter Bildungen bedeutet die im Jahre 1882 erschienene Arbeit von A. Tschirch: Über einige Beziehungen des anatomischen Baues der Assimilationsorgane zu Klima und Standort, mit spezieller Berücksichtigung des Spaltöffnungsapparats.

---

1) Die weiter folgende Betrachtung, die die Verkleinerung des Stammdurchmessers bei Trockenheit zur Erklärung heranzieht, können wir schon deshalb übergehen, weil sie, selbst wenn sie richtig wäre, nur auf Spaltöffnungen an Stämmen angewandt werden könnte.

Hier finden wir nun eine reiche Fülle von schalen-, zylinder-, krug- und trichterförmigen Vertiefungen, von Rinnen mit Spaltöffnungen am Grunde und von kutikularisierten Atemhöhlen beschrieben und abgebildet. Angereiht werden als ganz entsprechend wirkende Einrichtungen verschieden geformte Vor- und Hinterhöfe, durch äußere und innere Kutikularleisten gebildet, dichter Haarfilz auf der Epidermis und anderes mehr. Und schließlich wird an Hand einer umfassenden Zusammenstellung gezeigt, daß all diese Einrichtungen sich immer da finden, wo Klima und Standort einen sparsameren Wasserhaushalt nötig machen, und daß sie um so vollkommener ausgebildet sind, je wasserärmer der natürliche Standort ist. Aber auch einen neuen, sehr wichtigen Gesichtspunkt für die Beurteilung der Wirkungsweise hat Tschirch beigebracht: „Die vertieften Spaltöffnungen . . . repräsentieren Schutzeinrichtungen, deren Effekt . . . . außer allen Zweifel gestellt wird, wenn man einen parallel zur Oberfläche des Blattes streichenden Luftstrom annimmt, der um so weniger die mit Wasserdampf gefüllte Atmosphäre der äußeren Atemhöhle durch trockene Luft ersetzen wird, je mehr sich der Typus des Spaltöffnungsapparates der Trichtervertiefung nähert" (S. 145); an anderer Stelle spricht er von der Wirksamkeit des „windstillen Raumes" (S. 175). Er sieht also die wesentliche Wirkung der Schutzvorrichtungen nicht wie Pfitzer in der Erschwerung der Diffusion, sondern in der Verhinderung des Eindringens bewegter Luft und kommt damit, wie ich glaube zeigen zu können, der Wahrheit wesentlich näher. Aber inwiefern so geschützte Spalten der Pflanze nützlicher sind als einfach verkleinerte Spalten, weiß auch Tschirch nicht zu sagen. — Dasselbe gilt von Volkens (1887, S. 49), der den gleichen Standpunkt mit aller Klarheit vertritt: „Über, beziehungsweise unter der Zentralspalte Windstille herstellen, das ist es, worauf in letzter Instanz alles ankommt."

Spätere Arbeiten lieferten dann noch zahlreiche schöne Beispiele für die Ausbildung „windgeschützter Räume" an den Spaltöffnungen bei Pflanzen trockener Standorte; für das Verständnis dieser Formen aber brachten den letzten wesentlichen Fortschritt O. Renners „Beiträge zur Physik der Transpiration" (1910). Zuerst hatten Brown und Escombe (1900) die Gesetze der Diffusion durch multiperforate Septen festgestellt und auf den Gaswechsel der Pflanzen angewandt. Auf diesen Arbeiten fußend zeigte nun Renner, wie sich die Diffusionsgeschwindigkeit des Wasserdampfs

und ebenso der Kohlensäure durch eingesenkte oder anderswie geschützte Spaltöffnungen berechnen läßt, und konnte die Richtigkeit seiner Berechnungen durch Modellversuche bestätigen. Der Diffusionswiderstand eines einzelnen Abschnitts einer solchen zusammengesetzten Öffnung ist proportional der Länge des Abschnitts und umgekehrt proportional seiner Querschnittsfläche, und die Diffusionsgeschwindigkeit umgekehrt proportional der Summe aller Widerstände. Dazu kommen aber noch Korrekturen, da beim Übergang von den engeren zu den weiteren Abschnitten (und umgekehrt) über der engeren Mündung eine Dampfkuppe sich bildet, wo die Teilchen nach allen Seiten ab- (oder von allen Seiten zu-) fließen und so der weitere Abschnitt nicht sofort in ganzer Breite in der Längsrichtung durchflossen und ausgenützt wird. Die Vorstellungen, die sich Pfitzer von dem Diffusionswiderstand der vertieften Spaltöffnungen macht, werden also hier bestätigt, aber schärfer gefaßt und auf eine sichere physikalische Grundlage gestellt.

Damit wird aber auch noch deutlicher, daß diese Erklärung nicht ausreicht. Denn einmal geht daraus hervor, daß die Einsenkung auf die Diffusion keinen anderen Einfluß hat, als eine Verkleinerung der Spalte, nämlich den eines vergrößerten Widerstands. Der Einfluß ist gleich Null bei geschlossener und am bedeutendsten bei weit geöffneter Spalte, und so hätte, käme es nur auf die Diffusion an, die ganze Einrichtung einzig den Erfolg, die Wirksamkeit der Spaltenöffnung zu beeinträchtigen. Geringere Öffnung des Spalts hätte dieselbe Wirkung.

Zum zweiten zeigt Renner selbst (S. 455), daß eine über der Spaltöffnung angebrachte weite Kammer mit enger Öffnung der Diffusion weniger Widerstand entgegensetzt als eine durchweg enge Röhre von derselben Höhe. Nun haben aber in den extrem ausgebildeten Fällen die Gruben und Vorhöfe ganz selten die Form von Röhren oder schmalen Spalten (*Holacantha Emoryi*, s. Burgerstein, 1920, Fig. 16), sondern wir finden gewöhnlich hinter der engen äußeren Öffnung eine mehr oder weniger weite Kammer oder sogar mehrere Kammern hintereinander geschaltet (s. die Abbildungen bei Pfitzer [1870], Tschirch [1882], Haberlandt [1918] usw.). Wenn die ganze Einrichtung nur die Bedeutung hätte, die Diffusion herabzusetzen, so hätten sich sicher nicht überall diese diffusionsfördernden Erweiterungen herausgebildet. Zwischen den Kutikularleisten wird die Bildung eines weiten Vorhofs erst dadurch ermöglicht, daß ihre Ansatzstellen um so weiter auseinander-

rücken, je größer die Leisten ausgebildet werden, wie das etwa ein Vergleich der Figuren 171, 167, 179 *A* und 180 bei Haberlandt (1918) zeigt. Warum ragen hier oder bei *Ruscus aculeatus* (Fig. 7) die Vorderleisten nicht eng nebeneinander senkrecht in die Höhe, sondern streben, weit seitwärts entspringend, oft fast horizontal aufeinander zu, so daß eine weite Kammer unter ihnen entsteht?

Wenn nun Renner den Vorteil dieser Hohlräume wieder in ihrer diffusionsfördernden Wirkung zu erblicken scheint (S. 457), so sieht man nicht ein, wozu dann überhaupt so mächtige Schutzvorrichtungen entwickelt werden. Bei schwächerer Ausbildung der Kutikularleisten ist ja die Diffusionskapazität ganz die gleiche wie bei starker Ausbildung unter Einschaltung einer Kammer, und zwar für Kohlensäure ebenso wie für Wasserdampf. Deshalb ist unverständlich, wie „die in Frage stehenden Einrichtungen durch Begünstigung des Gaswechsels, vor allem der Aufnahme von CO_2, der Pflanze nützen können". Warum muß die Kohlensäureaufnahme durch mächtige Kutikularleisten erschwert und durch Einschaltung von weiten Kammern wieder erleichtert werden, wenn zwischen einfacheren Leisten der Gasaustausch derselbe wäre?

Ebensowenig kann die Erklärung befriedigen, die Renner am Schluß seiner Arbeit gibt: die Einsenkung der Spaltöffnungen könne die Assimilation in viel geringerem Maße beeinflussen als die Transpiration. Nach Renner würde das Maximum der Wasserdampfspannung in den Hohlräumen des Blattes unmittelbar unter der Spaltöffnung in der Atemhöhle liegen, das Minimum des Kohlensäuredrucks aber tief im Blattinnern. Dann hat allerdings die Kohlensäure einen viel größeren Diffusionswiderstand zu überwinden als der Wasserdampf, und eine Vergrößerung des Widerstands um denselben absoluten Wert macht bei der Kohlensäure viel weniger aus als beim Wasserdampf. Es ist aber nun klar, daß bei einer Verengerung der Spalte diese Wirkung ebenso eintritt wie bei der Versenkung, da es nur auf die Größe des Widerstands ankommt. Man kann ebenso gut sagen, daß eine Spalte, die sich zur Hälfte schließt, hiermit die Transpiration mehr herabsetzt als die Kohlensäureaufnahme — wenn es überhaupt richtig ist, daß die Zellen in der Umgebung der Atemhöhle die Hauptmenge des Wassers abgeben. Ein Vorteil der Einsenkung gegenüber der Verkleinerung ergibt sich aus der von Renner angegebenen Wirkungsweise auf keinen Fall.

Schwendener sagte 1881: „Völlig unerklärt bleibt die eigentümliche Querschnittsform der Verdickungsleisten, ich meine speziell die vorspringenden, rinnenförmig gebogenen Kanten derselben, die Hörnchen des Querschnitts" (S. 861). Dadurch, daß uns Renner die Wirkungsweise der Porusform auf die Diffusionsgeschwindigkeit zeigte, hat er diese Unklarheit nicht beseitigt. Das bemerkt auch Haberlandt (1918, S. 430). Wenn man diese Formen als unvollkommene Einrichtungen eben hinnehmen wollte, so ließe man damit die Lücke offen, die wir schon in der Erklärung Pfitzers feststellten: man versteht nicht, wie so komplizierte Bildungen entstehen konnten, wenn durch einfache Reduktion der Spalten dasselbe zu erreichen gewesen wäre.

An diese Lücke hat wohl auch Renner gedacht, wenn er (S. 536) noch auf andere Vorteile hinweist, die die Einsenkung der Spaltöffnung möglicherweise mit sich bringt. Er nimmt mit Volkens (1887, S. 49) an, daß dadurch die Schließzellen vor allzu großem Wasserverlust geschützt werden. Es sind ja manchmal die Außenwände an den Schließzellen viel weniger verdickt und kutinisiert als an anderen Epidermiszellen, und dann mag eine Einsenkung gerade dieser Zellen von einem gewissen Vorteil sein, obwohl ja nur ein winziger Bruchteil der gesamten kutikularen Transpiration ein wenig gehemmt wird. Aber notwendig ist eine solche Verdünnung nicht, und auch die Bildung einer schmalen verdünnten Stelle, eines äußeren Hautgelenks, ist für die Beweglichkeit der Schließzellen nicht erforderlich; denn bei vielen Pflanzen fehlen ja diese verdünnten Stellen an den Außenwänden ganz (vgl. Copelands „*Mnium cuspidatum*-Typus" (1902, S. 336), wo bei starren Außenwänden die Öffnungsbewegung nur nach innen erfolgt). So gibt es denn auch genug xerophile Spaltöffnungen mit durchweg stark verdickten Außenwänden, und wenn die Verdickungen oft hinter denen der übrigen Epidermis zurückbleiben, so wird die Einsenkung wohl eher die Ursache als die Folge davon sein. Jedenfalls kann die von Renner betonte Möglichkeit nicht dazu dienen, allgemein die Entstehung von Einsenkungen verständlich zu machen.

Dagegen sucht Haberlandt (1918, S. 430) wie Tschirch und Volkens die Erklärung in der Wirkung des Windes. Leider ist die Begründung sehr kurz: die weite Höhlung „wird bei stärker bewegter Luft von Vorteil sein, da der Wind, wenn er über die Blattfläche hinstreicht, eine saugende Wirkung ausübt; diese ver-

langsamt sich aber, wenn die äußere Atemhöhle möglichst geräumig ist". Es ist nicht ohne weiteres verständlich, inwiefern die saugende Wirkung für die Pflanze schädlich und eine langsamere Wirkung von Vorteil ist. Das aber scheint ohne Zweifel richtig, daß die Wirkung des Windes zur Erklärung herangezogen werden muß, und zwar nicht nur zur Erklärung dieser eigentümlichen Erweiterungen, sondern der Einrichtung der Spaltenversenkung überhaupt.

Wir erwarten von einer ökologischen Erklärung der eingesenkten Spaltöffnungen und verwandter Bildungen den Nachweis, daß diese Schutzmittel gegen allzu große Verdunstung in irgendwelcher Beziehung vorteilhafter sind als bloße Reduktion der Zahl oder Größe der Spaltöffnungen. Nun unterbleibt die weitere Reduktion der Spalten offenbar nur deshalb, weil dadurch die Kohlensäureaufnahme zu sehr eingeschränkt würde, und so ist es wahrscheinlich, daß der Vorteil der Einsenkung eben darin liegt, daß hier die Transpiration zwar ebenso herabgesetzt, die Kohlensäureaufnahme aber verhältnismäßig weniger gehemmt wird. Bei bloßer Diffusion ergibt sich ein solcher Unterschied nicht. Gehen wir aus von einer Spaltöffnung von bestimmter Form und schalten wir das eine Mal davor eine Röhre, die die Diffusionsgeschwindigkeit des Wasserdampfs vermindert, und verkleinern wir das andere Mal die Öffnung so, daß die Wasserdampfdiffusion um denselben Betrag abnimmt, so haben wir dem ganzen System in beiden Fällen einen gleich großen Widerstand hinzugefügt; es muß also auch das Hereindiffundieren der Kohlensäure in beiden Fällen gleichermaßen gehemmt werden. Darum brachten uns die Diffusionsgesetze keine Erklärung. Es ist aber sehr wohl denkbar, daß die Schaffung eines windstillen Raumes den Eintritt der Kohlensäure in anderer Weise beeinflußt als den Austritt des Wasserdampfs. Wir stellen uns daher die Aufgabe, zu untersuchen, ob nicht die geschilderten Einrichtungen durch Schaffung eines windgeschützten Raumes vor der bloßen Verkleinerung der Spalten den Vorteil bieten, daß bei gleicher Herabsetzung der Transpiration die Kohlensäureaufnahme weniger gehemmt wird.

Abschnitt II.

Physikalische Versuche.

Zunächst suchte ich festzustellen, ob nicht schon bei einer Kohlensäure absorbierenden wässerigen Lösung das Verhältnis von

Wasserabgabe und Kohlensäureaufnahme sich bei Zutritt bewegter Luft verändere. Schon mehrfach wurde Kali- oder Natronlauge dazu benutzt, die Aufnahme von Kohlendioxyd durch das grüne Blatt an Modellversuchen zu studieren. Diese Laugen ermöglichen es aber auch, gleichzeitig den Vorgang der Wasserabgabe zu beobachten. Es erleichtert den Vergleich von Kohlensäureaufnahme und Wasserabgabe ungemein, wenn beide Vorgänge zugleich am selben Objekt verfolgt werden können, weil man nur dann die Gewißheit hat, daß nicht nur die Widerstände für die Diffusion, sondern vor allem auch der Zutritt bewegter Luft in beiden Fällen derselbe ist.

1. Der Einfluß des Windschutzes auf das Verhältnis von Wasserabgabe und Kohlensäureaufnahme.

Um nun zu untersuchen, ob das Verhältnis von Wasserabgabe und Kohlensäureaufnahme in bewegter Luft dasselbe ist wie in ruhiger, wurden zunächst zwei zylindrische Glasgefäße von 3,7 cm Weite mit etwa 10proz. Lauge[1]) gefüllt, deren Gehalt an CO_2 vorher genau bestimmt worden war, abgewogen und in einem luftigen Raum ans offene Fenster gestellt. Dabei wurde Glas I durch eine kugelförmige Glasglocke von 32 cm Durchmesser, die oben eine 10 cm weite, runde Öffnung hatte, gegen Wind geschützt, Glas II frei aufgestellt, jedoch seine Öffnung durch ein aufgelegtes durchlochtes Uhrglas soweit verkleinert, daß das Maß der Verdunstung in beiden Fällen nicht allzu verschieden wurde. Es war dabei angenommen, daß bei II der Wind besser an die Flüssigkeit herankommen könne, während bei I der Diffusionswiderstand geringer war als bei II, ähnlich, wie wir uns das auch bei den verschiedenen Formen von Spaltöffnungen vorstellen. Nach 5 Tagen wurden beide Gläser wieder gewogen und dann durch Titration der CO_2-Gehalt bestimmt. (Da es uns hier nur auf die relativen Werte ankommt, sind die absoluten Zahlen nicht ausgerechnet, es werden die Werte der Bürettenablesungen direkt miteinander verglichen.) Es ergab sich:

Versuch 1.

	I	II
Wasserverlust in g . . .	0,77	0,84
CO_2-Zunahme	0,27	0,18

1) Bei Versuch 1—6 wurde Natronlauge, bei allen späteren Kalilauge verwandt, immer ungefähr 10 % stark.

Es hatte also I im windgeschützten Raum das anderthalbfache an CO_2 aufgenommen und dabei doch weniger Wasser verloren als II. Der Versuch wurde mehrmals wiederholt unter gegenseitigem Austausch der Gefäße. Der Erfolg war immer derselbe. Wurden die Kohlensäurewerte der Parallelversuche umgerechnet auf gleichen Wasserverlust, so war stets der Kohlensäurewert der frei stehenden Lösung geringer als der der geschützten, und zwar in folgenden Verhältnissen:

		Verhältnis der CO_2-Aufnahme im ungeschützten zu der im geschützten Gefäß.
Vers. 1 . . .	24.—29. IV. 1922 . . .	57 : 100,
Vers. 2 . . .	1.—5. V. 1922 . . .	89 : 100,
Vers. 3 . . .	6.—11. V. 1922 . . .	53 : 100,
Vers. 4 . . .	11.—18. V. 1922 . . .	78 : 100.

Die Unterschiede im Ausmaß erklären sich ohne weiteres aus der wechselnden Windstärke.

Deutlicher noch ist die Wirkung des windgeschützten Raumes in der Anordnung der beiden nächsten Versuche zu erkennen. Von drei kleinen, 2,8 cm weiten Glasgefäßen wurde jedesmal eines mit einem 4,5 cm weiten, 25 cm hohen Glaszylinder versehen, die beiden anderen entweder ganz frei gelassen oder mit dicht anliegenden, paraffinierten Papierhülsen überdeckt, in die oben runde Löcher von verschiedenem Durchmesser eingeschnitten waren.

Der dritte Teil der Tabelle (S. 458/59) zeigt für jedes einzelne Gefäß, wievielmal mehr Wasser abgegeben als Kohlensäure aufgenommen wurde. Man sieht, daß in Versuch 6 schon das Gefäß mit der verkleinerten Öffnung (II) verhältnismäßig etwas weniger Wasser verliert als das ganz offene (I); es ist ja auch hier schon der Zutritt bewegter Luft etwas erschwert. Viel geringer ist der relative Wasserverlust im Schutz des hohen Zylinders (III). Ähnlich bei Versuch 5. Durch diese Versuche sollte vor allem auch geprüft werden, ob das Verhältnis von H_2O- und CO_2-Austausch nicht einfach von der absoluten Größe der Verdunstung abhängt. Es ließe sich ja etwa denken, daß die CO_2-Aufnahme um so mehr gehemmt würde, je lebhafter der Wasserdampf entweicht. Eine relativ geringere CO_2-Aufnahme (= relativ größere H_2O-Abgabe) als beim geschützten Zylinder finden wir aber sowohl beim ganz offenen Gefäß, wo absolut genommen viel mehr, als auch bei den verkleinerten Öffnungen, wo weniger Wasser verdunstet. —

	a) Wasserabgabe pro Stunde in mg		
Versuch 5 . . .	I	II	III
	Öffnung 1 cm	Öffnung 1,3 cm	Zylinder
	7,76	8,29	10,80
Versuch 6 . . .	I	II	III
	Öffnung 1 cm	Öffnung 1,5 cm	Zylinder
	41,1	14,5	21,8

Schließlich ist an diesen Versuchen noch von Interesse, daß die Wirkung auch bei ganz geringer Luftbewegung noch eintrat. Sie fanden nämlich in einem Zimmer statt, dessen Fenster und Türen während der 5 Tage der Versuchsdauer gut verschlossen blieben. — Ich gebe auch hier die Resultate noch in der anderen Form wieder:

Verhältnis der CO_2-Aufnahme in den verschiedenen Gefäßen (berechnet auf gleiche Wasserabgabe).

Vers. 5 . .	18.—22. V. 1922 . . .	I : II : III = 77 : 101 : 100,
Vers. 6 . . .	22.—26. V. 1922 . . .	I : II : III = 74 : 92 : 100.

In den bisherigen Versuchen war die Luftbewegung wechselnd und vor allem unkontrollierbar. Zu allen folgenden wurde nun aber ein elektrisch betriebener Ventilator benutzt, der die Anwendung von konstanten und auch größeren Windgeschwindigkeiten erlaubte. Zunächst wurden mit dem Ventilator noch einmal zwei Versuche der bisherigen Art gemacht, d. h. die Wirkung von Windschutz gewährenden Gefäßen direkt festgestellt. Um die Verdunstung im frei stehenden Gefäß gegenüber dem geschützten nicht allzu groß werden zu lassen — ein so entstehender Konzentrationsunterschied hätte schließlich auch eine wesentliche Änderung in der Wasserabgabe und CO_2-Aufnahme bewirken können —, wurde bei Versuch 7 das freie Gefäß nur etwa den dritten Teil der Versuchszeit stehen gelassen. Wenn die äußeren Bedingungen während der jetzt viel kürzeren Versuchszeit sich änderten, entstand dadurch ein kleiner Fehler, der aber bei diesen groben Versuchen kaum ins Gewicht fällt. Doch wurde bei Versuch 8 zur Behebung dieses Fehlers das freie Gefäß zweimal aufgestellt, zu Beginn und am

b) CO_2-Aufnahme pro Stunde in mg			Verhältnis a : b		
I	II	III	I	II	III
Öffnung 1 cm	Öffnung 1,3 cm	Zylinder	Öffnung 1 cm	Öffnung 1,3 cm	Zylinder
0,43	0,45	0,78	18,0	18,2	13,8
I	II	III	I	II	III
Frei	Öffnung 1,5 cm	Zylinder	Frei	Öffnung 1,5 cm	Zylinder
1,52	0,60	1,11	26,4	24,2	19,6

Ende des Gesamtversuchs; die für das Gefäß I angegebenen Zahlen sind Mittelwerte aus diesen beiden Teilversuchen.

Die Weite der angewandten zylindrischen Gefäße betrug 5 cm, die Randhöhe (Entfernung der Flüssigkeit vom Gefäßrand) 2 cm, die Windstärke 1—2 m-Sekunden.

Als Windschutz diente in Versuch 7 ein Zylinder von 6,5 cm Weite und einer Höhe über dem Glasrand von 4,5 cm, oben geschlossen durch einen Deckel mit einer Öffnung in der Mitte von 2,8 cm Durchmesser. Für Versuch 8 wurde die Glasglocke von Versuch 1—4 verwandt.

	a) Wasserabgabe pro Stunde in mg		b) CO_2-Aufnahme pro Stunde in mg		Verhältnis a : b	
Versuch 7 . .	I	II	I	II	I	II
	Frei	Zylinder	Frei	Zylinder	Frei	Zylinder
	560	156	13,1	8,5	43	19
Versuch 8 . .	I	II	I	II	I	II
	Frei	Glocke	Frei	Glocke	Frei	Glocke
	1070	310	20,0	12,0	53	26

Verhältnis der CO_2-Aufnahme in den verschiedenen Gefäßen
(berechnet auf gleiche Wasserabgabe).

Vers. 7 . . . 7^{35}—10^{58} . . . I : II = 43 : 100,
Vers. 8 . . . 10^{3} —3^{36} . . . I : II = 48 : 100.

Bei der starken Luftbewegung ist die Wirkung des Windschutzes größer als in allen vorhergehenden Versuchen. Hier ist also, bezogen auf gleichen Wasserverlust, die CO_2-Aufnahme im freien Gefäß nur halb so groß wie die im geschützten, d. h., wenn wir die Lösung im windgeschützten Raum so lang stehen lassen, bis sie ebensoviel Wasser verloren hat wie die freistehende, so hat sie mehr als die doppelte Menge Kohlensäure absorbiert.

In diesen Versuchen ist ein bedeutender Einfluß der verschiedenen Zylinder und Glocken auf das Verhältnis von Wasserabgabe und Kohlensäureaufnahme sicher festgestellt; und daß diese Wirkung auf der Abhaltung des Windes beruht, scheint sehr wahrscheinlich. Wenn dies aber der Fall ist, so ist derselbe Unterschied zu erwarten, wenn wir die Luft mit verschiedener Geschwindigkeit über frei stehende Lösungen streichen lassen. Diese Methode muß uns ein klareres Bild geben als die Verwendung windgeschützter Räume, wo die Größe und Art der Luftbewegung sehr schwer zu beurteilen ist.

2. Der Einfluß der Windgeschwindigkeit auf das Verhältnis von Wasserabgabe und Kohlensäureaufnahme an freistehenden Gefäßen.

Um den Einfluß der Windgeschwindigkeit kennen zu lernen, stellte ich in einem ersten Versuch Gefäße wie in Versuch 8 von 5 cm Weite und 2 cm Randhöhe in einem großen Saal in verschiedenen Entfernungen vom Ventilator auf, wo die Windgeschwindigkeit mit Hilfe der in der Meteorologie üblichen Windstärketafel ungefähr bestimmt wurde. Natürlich machen die für die Geschwindigkeit angegebenen Zahlen keinen Anspruch auf Genauigkeit. Ein Gefäß stand in einer möglichst windstillen Ecke des Zimmers hinter einem Wandschirm, und nur dieses blieb die ganze Zeit stehen; die andern wurden zweimal, am Anfang und am Ende der Gesamtdauer des Versuchs, aufgestellt, und zwar war die Dauer überall so bemessen, daß in allen Gefäßen ungefähr dieselbe Wassermenge verdunstete. Die pro Stunde abgegebenen Wassermengen und aufgenommenen Kohlensäuremengen sind in folgender Tabelle (S. 461) zusammengestellt.

Aus der untersten Reihe der Tabelle ist ersichtlich, daß die Verdunstung bei wachsender Windgeschwindigkeit viel rascher zunimmt als die CO_2-Aufnahme. So steigt bei der höchsten ange-

wandten Geschwindigkeit die Verdunstung auf das 13,3fache, die CO_2-Aufnahme nur auf das 4fache gegenüber ruhiger Luft. Daher werden auch, auf gleiche Wasserabgabe berechnet, nur 30 % von der Menge Kohlensäure absorbiert, die die Lösung bei ruhiger Luft aufnimmt.

Versuch 9	a) Wasserabgabe pro Stunde in mg				b) CO_2-Aufnahme pro Stunde in mg			
Windstärke in m/sek. . . .	3,7	2,3	1,0	gegen 0	3,7	2,3	1,0	gegen 0
7^{45}—1^{88} . . .	1230 1170	770 730	590 570	90	24,0 29,0	16,9 18,8	15,3 17,1	6,6
Durchschnitt . .	1200	750	580	90	26,5	17,8	16,2	6,6
Verhältnis . . .	13,3 :	8,3 :	6,4 :	1	4,0 :	2,7 :	2,5 :	1

Verhältnis der CO_2-Aufnahme bei verschiedenen Windstärken (berechnet auf gleiche Wasserabgabe).

Windstärke . . . . 3,7 : 2,3 : 1,0 : „Windstille“,
CO_2-Aufnahme . . . . . . 30 : 32 : 39 : 100.

Bei diesem Versuch konnte allerdings der Wind nicht unmittelbar über die Lösung wegstreichen wegen des 2 cm hohen Gefäßrandes. Es mußten sich hier ganz unberechenbare Wirbel bilden. Das wurde in den folgenden Versuchen dadurch vermieden, daß die Gefäße bis hart an den Rand gefüllt wurden; und die Einzelversuche wurden immer nur so lange angesetzt, daß der Spiegel sich nicht wesentlich, d. h. nie tiefer als etwa 2 mm unter den Gefäßrand senkte. Ich verzichte auf die Wiedergabe des nächsten Versuchs, da er nichts anderes zeigt als die folgenden; bei diesen sind aber, weil sie etwas mehr Anspruch auf Genauigkeit machen, einige weitere Angaben über die angewandte Methode notwendig. Es wurden kleine, runde Gläschen verwandt von 2,6 cm Durchmesser, die genau 10 ccm der 7,7proz. Lauge faßten. Nach der Exposition und der Feststellung des Wasserverlustes durch Wägung wurde die Lauge in einen Meßkolben gespült, auf 100 ccm verdünnt und sofort nach der von R. Weinland (1911, S. 39) angegebenen Methode titriert, d. h. es wurde in einer Portion das Gesamtalkali mit Methylorange bestimmt, mehrere andere wurden mit einer Baryumsalzlösung im Überschuß versetzt und hierauf das Hydroxyd mit Phenolphthaleïn titriert. Die Differenz ergab den CO_2-Gehalt,

von dem der vor dem Versuch in der Lauge festgestellte CO_2-Gehalt abzuziehen war[1]). Die Bestimmung des Gesamtalkalis in jedem einzelnen Fall hatte nur den Zweck, festzustellen, ob von der angewandten Menge nichts während des Versuchs verloren gegangen war; die Hydroxydbestimmung wurde mindestens zweimal ausgeführt, häufig aber noch öfters, wenn nämlich die beiden Titrationen schlecht übereinstimmten. — Die Luftfeuchtigkeit wurde mit Hilfe eines in bestimmter Entfernung vom Ventilator aufgestellten Psychrometers bestimmt und berechnet nach der Augustschen Formel

$$p = p' - A(t - t')b,$$

worin p den Dampfdruck der Luft in mm, p' den Sättigungsdruck des Wassers bei der Temperatur des feuchten Thermometers, t die Temperatur des trockenen, t' die des feuchten Thermometers, b den Luftdruck und A eine Konstante bedeutet. Diese wurde nach Edelmanns Angaben (1896, Taf. X) zu 0,000670 angenommen, entsprechend der am Psychrometer herrschenden Windgeschwindigkeit von 2,3 m. — Zur Berechnung der theoretischen Verdunstungsgröße war es notwendig, die Temperatur der verdunstenden Lösungen zu kennen. Zu diesem Zweck stand neben jedem Gefäß ein Vergleichsgefäß mit derselben Lösung, in das die Kugel eines Thermometers tauchte. Die Thermometer wurden wie die des Psychrometers ungefähr alle $^3/_4$ Stunden abgelesen. — Den CO_2-Gehalt der Luft suchte ich durch Aufstellung des Ventilators neben einem offenen Fenster möglichst konstant zu halten in der Annahme, daß im Freien die Schwankungen geringer sind als im Zimmer, in dem sich der Experimentator zeitweilig aufhält.

Die Gefäße wurden in dreierlei Entfernungen vom Ventilator aufgestellt: Gefäß I bei 3,7 m/sek., bei II 1,0 m/sek. Windgeschwindigkeit, III und IV in einer durch einen Vorbau geschützten Ecke des Saales, wo von Wind keine Spur mehr zu bemerken war, IV wurde außerdem noch von einem Wandschirm umgeben. Da die äußeren Bedingungen während der 6 Stunden Versuchszeit nicht konstant zu halten waren, sollten alle Versuche über die ganze Zeit ausgedehnt werden, um miteinander verglichen werden zu

---

1) Leider wurde ich erst nach Abschluß der Versuche auf eine von Brown und Escombe (1900, S. 289) ausgearbeitete Methode der CO_2-Bestimmung aufmerksam, die sich für diesen Zweck wohl besser geeignet hätte. Da aber die Resultate trotz der großen Schwankungen der CO_2-Werte für unsere Zwecke genügen, sah ich von einer Wiederholung der Versuche ab.

können; andererseits mußten allzu große Niveauveränderungen in den rasch verdunstenden Gefäßen vermieden werden, deshalb wurde bei I immer nach $1^1/_2$, bei II nach 3 Stunden das Gefäß weggenommen, aber sofort durch ein neues ersetzt. Durch die mehrfachen Messungen wurden auch die Durchschnittswerte genauer, und in der windstillen Ecke wurden deshalb zwei Gefäße nebeneinander aufgestellt, um auch hier einen Mittelwert zu erhalten.

Es wurden im ganzen drei solche Versuche gemacht. Der erste, etwas mangelhaft durchgeführt, gibt auch eine ein wenig abweichende Kurve. Ich habe daher nur die Resultate der beiden anderen in der folgenden Tabelle (S. 464/65) zusammengestellt. Zur bequemeren Übersicht sind die bei 3 und 6 Stunden Expositionsdauer gewonnenen Werte (II, III und IV) nicht direkt wiedergegeben, sondern auf $1^1/_2$ Stunden Expositionszeit (wie bei I) umgerechnet. Über das Zustandekommen der Werte von Spalte V s. u.

Es zeigen die bei den Messungen erhaltenen Werte und die Durchschnittszahlen, noch besser die Verhältniszahlen, die jedesmal darunter stehen, daß die Verdunstung durch den Wind viel mehr gesteigert wird als die Kohlensäureabsorption. Bei völlig ruhiger Luft wäre die Verdunstung noch wesentlich geringer, wie die unter V stehenden Werte zeigen. Sie sind berechnet nach der Formel

$$m = 4\,k\,r\,\frac{p_1 - p_2}{P},$$

worin m die in der Sekunde verdunstende Menge in ccm, k den Diffusionskoeffizienten, r den Radius des Verdunstungsgefäßes, P den Luftdruck, p_1 den Dampfdruck der Lösung und p_2 den der Luft bedeutet[1]). Die Formel beruht auf der Voraussetzung, daß sich unmittelbar über der verdunstenden Fläche eine wenn auch noch so niedere Schicht gesättigten Dampfes befinde. Dann ist die Verdunstungsgröße nur von der Diffusion abhängig, d. h. vom Diffusionskoeffizienten k (von Brown und Escombe zu 0,229 gefunden), von der Spannungsdifferenz, dem Luftdruck und dem Gefäßdurchmesser. Als maximale Spannung unmittelbar über der Verdunstungsfläche (p_1) ist in unserem Fall nicht der maximale Dampfdruck des Wassers, sondern der etwas niedrigere der KOH-Lösung zu setzen.

---

1) Ich benutze diese Formel an Stelle der exakteren von Stefan

$$m = 4\,k\,r\,\log\frac{P - p_2}{P - p_1},$$

weil sie in unsem Fall dieselben Werte liefert und dabei übersichtlicher ist.

Versuch 10.

Windstärke	a) Wasserabgabe pro 90 Minuten in mg				
	I 3,7 m/sek.	II 1,0 m/sek.	III „windstill“	IV „windstill“	V berechnet für ruhige Luft
2^{50}—4^{30} a. m.	670	310	98	95	58
4^{30}—5^{50} „ „	720				
5^{50}—7^{20} „ „	700	315			
7^{20}—8^{50} „ „	670				
Durchschnitt	690	312	98	95	58
Verhältnis	7,2	3,3	1,0	1,0	

Versuch 11.

Windstärke	a) Wasserabgabe pro 90 Minuten in mg				
	I 3,7 m/sek.	II 1,0 m/sek.	III „windstill“	IV „windstill“	V berechnet für ruhige Luft
6^{0}—7^{30} a. m.	490	205	75	78	40
7^{30}—9^{0} „ „	505				
9^{0}—10^{30} „ „	510	208			
10^{30}—12^{0} „ „	495				
Durchschnitt	500	206	75	78	40
Verhältnis	6,5	2,7	1,0	1,0	

Versuchs-
(Durchschnitts-

	Lufttemperatur und -feuchtigkeit			
	Psychrometerwerte			Dampfdruck der Luft
	trocken	naß	Differenz	
Vers. 10	19,90°	13,65°	6,25°	8,47 mm
Vers. 11	20,98°	16,94°	4,04°	12,31 „

b) CO_2-Aufnahme pro 90 Minuten in mg					Verhältnis a : b				
I	II	III	IV	V	I	II	III	IV	V
3,7 m/sek.	1,0 m/sek.	„windstill"		ber. f. ruhige Luft	3,7 m/sek.	1,0 m/sek.	„windstill"		ber. f. ruhige Luft
7,1	6,8	3,8	3,3	2,7	94	46	27		21
8,4					86				
6,9	6,4				101	49			
7,1					94				
7,4	6,6	3,8	3,3	2,7	94	47	27		21
2,2	2,0	1,2	1,0		3,9	1,7	1		

b) CO_2-Aufnahme pro 90 Minuten in mg					Verhältnis a : b				
I	II	III	IV	V	I	II	III	IV	V
3,7 m/sek.	1,0 m/sek.	„windstill"		ber. f. ruhige Luft	3,7 m/sek.	1,0 m/sek.	„windstill"		ber. f. ruhige Luft
7,6	6,2	3,8	3,7	2,7	64	33	20		15
8,2					62				
6,6	6,5				77	32			
7,9					63				
7,6	6,3	3,8	3,7	2,7	66	32	20		15
2,0	1,7	1,0	1,0		3,3	1,6	1		

bedingungen
werte).

Temperatur der Lösungen				Luftdruck
I	II	III u. IV	V[1]	reduziert auf 0°
17,3°	18,2°	19,2°	19,4°	743 mm
19,0°	19,9°	20,4°	20,6°	733 „

1) Schätzung.

Nun können wir aber nach dieser Formel auch berechnen, wie hoch die CO_2-Aufnahme bei völlig ruhiger Luft sein müßte unter der Voraussetzung, daß alle CO_2-Moleküle, die auf die Oberfläche der Lösung aufprallen, hier aufgenommen werden und keines die Lösung wieder verläßt. Dann ist auch die Größe der CO_2-Absorption allein durch die Diffusion bestimmt und läßt sich nach derselben Formel wie die Verdunstung berechnen. Wir können den Kohlensäuredruck an der Oberfläche gleich Null setzen und

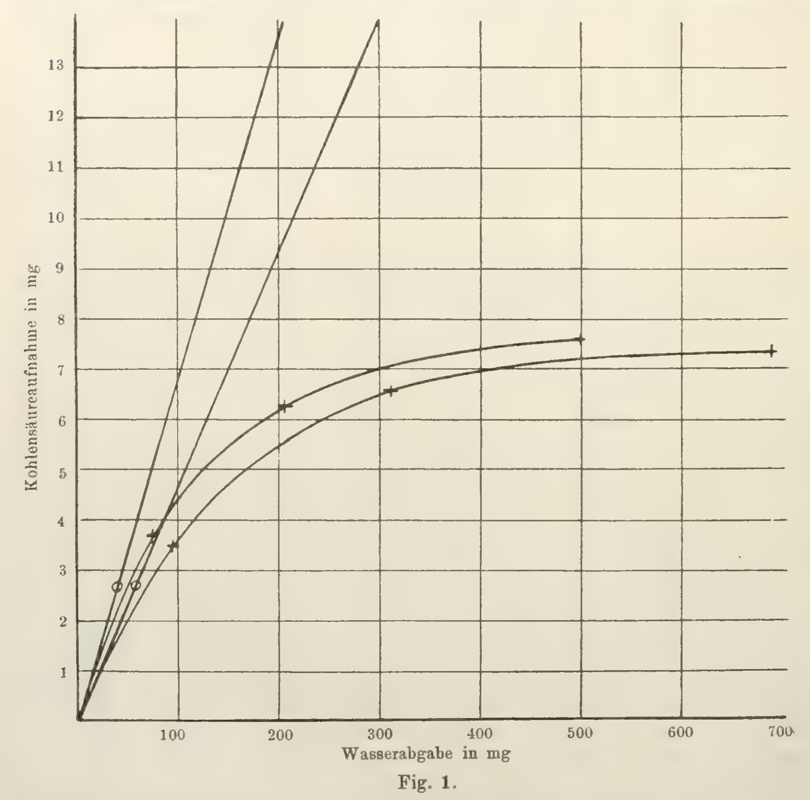


Fig. 1.

den der Luft gleich 0,22 mm entsprechend einem Gehalt von 0,03 %. Die Diffusionskonstante für CO_2 in Luft beträgt nach Brown und Escombe 0,152. Die andern Größen sind dieselben wie für die Verdampfung, und es ergibt sich eine theoretische CO_2-Aufnahme von 2,7 mg pro 90 Minuten, also ebenfalls wesentlich weniger als die bei „ruhiger Luft" beobachtete Menge (3,3 mg)[1].

1) Diese Feststellung zeigt, nebenbei bemerkt, wie unberechtigt es ist, in einem Zimmer, in dem man keine Luftbewegung spürt, mit völlig ruhiger Luft zu rechnen.

Im Verhältnis zur Wasserabgabe aber erhalten wir hier den größten Wert für die CO_2-Aufnahme — es wird ja z. B. in Vers. 10 theoretisch nur 21 mal so viel Wasser verdunstet als CO_2 absorbiert, in der „windstillen" Ecke aber schon 27 mal so viel —, doch fügen sich die berechneten Werte der beobachteten Reihe nicht genau an. Wir sehen das am besten, wenn wir die Werte in ein Koordinatensystem einzeichnen (s. Fig. 1), wobei auf der Abszisse die H_2O-Werte, auf der Ordinate die CO_2-Werte aufgetragen werden. Die hier mit Kreisen bezeichneten Punkte entsprechen den für absolut ruhige Luft berechneten, die Kreuze den beobachteten Werten. Wäre das Verhältnis von Wasserabgabe und Kohlensäureaufnahme konstant, so müßten alle Punkte der beiden Versuche auf den durch die beiden Kreise gehenden Geraden liegen. In Wirklichkeit bleiben die Kohlensäurewerte um so mehr hinter der berechneten Größe zurück, je größer die Verdunstung, je lebhafter also die Luftbewegung bei dem betreffenden Versuch war.

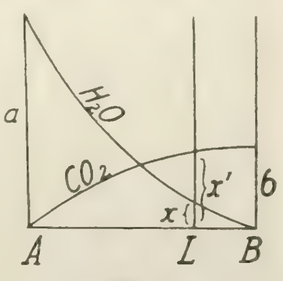


Fig. 2.

Wenn wir uns nach einem Grund für diese Erscheinung umsehen, so ist klar, daß die Verkleinerung des Diffusionswiderstandes nicht die Ursache des verschiedenen Verhaltens von H_2O und CO_2 sein kann, da bei beiden Vorgängen die ausgetauschten Mengen dem Diffusionswiderstand umgekehrt proportional sind. Aber man könnte vielleicht den Grund darin suchen, daß durch den Wind die Gase in anderer Zusammensetzung der Lösung nahe gebracht werden als durch bloße Diffusion. Daß eine solche Erklärung nicht möglich ist, zeigt folgende Uberlegung: in Fig. 2 sei AB der Abstand der Lösung von der (praktisch) normal zusammengesetzten Luft, die Lösung bei A gedacht, a bezeichne die Größe der Spannungsdifferenz für den Wasserdampf, b dasselbe für die Kohlensäure, die Kurven den Partialdruck von H_2O und CO_2 in den verschiedenen Teilen des Systems (es ist in der Zeichnung willkürlich angenommen, daß der Widerstand und damit das Gefälle in der Nähe der Lösung besonders groß sei und allmählich abfalle). An einer beliebigen Stelle L sei der Druck des Wasserdampfs x, der Kohlensäure x′, der von hier nach innen gelegene Teil des Diffusionswiderstands m, der äußere n. Nun ist die in der Zeiteinheit diffundierende Menge direkt proportional der Druckdifferenz, und

indirekt dem Widerstand, also im inneren Teil $v = \frac{a - x}{m}$, im äußeren $v' = \frac{x}{n}$. In beiden Teilen ist aber die diffundierende Menge gleich, also $\frac{a - x}{m} = \frac{x}{n}$, und daraus $x = \frac{a\,n}{m + n}$. In analoger Weise berechnet sich der CO_2-Druck $x' = \frac{b\,m}{m + n}$. Die Spannungsdifferenz zwischen L und A beträgt also für Wasser $a - \frac{a\,n}{m + n}$, für CO_2 $\frac{b\,m}{m + n}$, das Verhältnis der Spannungsdifferenzen

$$\frac{a - \frac{a\,n}{m + n}}{\frac{b\,m}{m + n}} = \frac{a}{b},$$

d. h. an jedem Punkt des Systems ist das Verhältnis der Spannungsdifferenzen dasselbe. Es mag also der Wind von außen oder von einem beliebigen Punkt des Systems Luft in die Nähe der Flüssigkeit bringen, stets wird das Verhältnis der beiden Spannungsdifferenzen, und damit auch das Verhältnis zwischen verdunsteten und absorbierten Mengen, dasselbe bleiben. Eine Entmischung kann der Wind nicht herbeiführen. Die Wirkung des Windes ist daher dieselbe, als würde der Abstand der äußeren Luft von der Oberfläche um einen bestimmten Teil verringert. Durch die Angabe dieses Abstandes ist die Windwirkung völlig bestimmt.

Wir können nun diesen wirksamen Abstand der Außenluft von der Oberfläche der Lösung aus den Verdampfungswerten berechnen. Für absolut ruhige Luft ist er nach Stefan gleich $\frac{r\,\pi}{4}$, also $\frac{1{,}3\,\pi}{4} = 1{,}0$ cm[1]). Der Abstand ist nun um so kleiner anzunehmen, je größer die Verdunstung ist, also, wenn v die berechnete Verdunstung bei ruhiger Luft, v′ die bei bestimmter Windstärke beobachtete ist, so erhalten wir einen Abstand $a = \frac{1{,}0\,v}{v'}$ cm. Der Wert v′ ist aber noch zu klein, da ja bei seiner Messung die Lösung kälter, ihr Dampfdruck niedriger ist als bei ruhiger Luft. Bei gleicher Temperatur wäre die Verdunstung noch größer im Verhältnis der beiden Luftdruckwerte p und p′, also $a = \frac{1{,}0 \cdot v \cdot p'}{v' \cdot p}$.

1) Der Radius des Verdampfungsgefäßes beträgt 1,3 cm (s. S. 463).

Nach dieser Formel berechnet sich der Abstand im Mittel der beiden Versuche für „Windstille" (III und IV) zu 0,55 cm, für 1,0 m/sek. Windstärke (II) zu 0,17 cm und für 3,7 m/sek. Windstärke (I) zu 0,06 cm.

Da diese Wege für die Kohlensäure jedesmal dieselben sind und doch die diffundierenden Mengen hinter der Berechnung zurückbleiben, kann die Annahme nicht richtig sein, daß der CO_2-Druck an der Oberfläche der Flüssigkeit gleich Null sei, daß hier die Kohlendioxyd-Moleküle sämtlich absorbiert werden; vielmehr müssen sich hier CO_2-Moleküle auch in der Richtung von innen nach außen bewegen. Zwischen der eigentlichen KOH-Lösung, die sicher keine Kohlensäure abgibt, und der Luft muß also irgend ein Widerstand sich befinden. Man könnte daran denken, daß sich an der Oberfläche der absorbierenden Lauge eine karbonatreichere Schicht bildet, die dann die weitere CO_2-Aufnahme erschwert. Allein bei den Versuchen war durch den künstlichen Wind die Flüssigkeit in lebhafteste Bewegung versetzt; eine nur durch den Absorptionsvorgang geschaffene Inhomogenität der Lösung konnte sich dabei unmöglich erhalten. Die Lauge muß an sich schon eine Inhomogenität besitzen, eine Oberflächenschicht, die als Widerstand wirkt, und es lassen sich alle Tatsachen erklären, wenn wir uns diesen Widerstand als Diffusionswiderstand denken und annehmen, daß die Moleküle erst noch durch eine gewisse reaktionslose Schicht hindurch zu diffundieren haben, ehe sie absorbiert werden. Diese Ansicht äußern auch Brown und Escombe schon auf Grund der Beobachtung, daß bei bewegter Luft die CO_2-Absorption den theoretischen Wert längst nicht erreicht (1900, S. 288)[1]. Sie hatten dabei allerdings auch noch die wichtige Feststellung gemacht, daß die absorbierte Menge trotzdem dem CO_2-Gehalt der Luft direkt proportional ist (S. 285), wie es eben bei der Annahme eines weiteren Diffusionswiderstandes zu erwarten ist. Dagegen stimmt mit dieser Annahme keineswegs die Ansicht überein (S. 283), daß die Absorption aus lebhaft bewegter Luft (rapidly moving air) nur etwa 15 % größer sei als die bei gänzlich ruhiger Luft (fairly still air). Die bei ruhiger Luft sich über der Lösung bildende Kuppe CO_2-armer Luft hätte den von Brown und Escombe angegebenen

1) Es wird dort auch darauf hingewiesen, daß die Erscheinung möglicherweise mit dem von Liebreich (1889 und 1890) untersuchten „toten Raum" bei chemischen Reaktionen zusammenhängt.

Widerstand viel mehr erhöhen müssen. Dieser Widerspruch kommt aber nur davon her, daß auch Brown und Escombe die Wirkung der Luftbewegung in einem geschlossenen Raum viel zu niedrig einschätzen.

Von den Physikern ist die Frage der Absorption von Gasen durch Lösungen noch kaum in Angriff genommen worden, namentlich soweit eine chemische Reaktion mit der Absorption verbunden ist. Doch führt J. Meyer (1909) aus, daß man sich an der Oberfläche einer Lösung eine Schicht vorzustellen hat, die andere Eigenschaften besitzt als die Lösung im Innern, die erhalten bleibt, wenn die Lösung umgerührt wird, und in der sich Konzentrationsunterschiede nur allmählich durch Diffusion ausgleichen. Die Anwendbarkeit einer unimolekularen Reaktionsgleichung auf die Auflösung von Gasen in Wasser, die auf dieser Annahme fußt, ergibt sich nach Meyer aus den Zahlen, die W. F. Knox (1889) für die Geschwindigkeit der Absorption von Kohlensäure fand, und wurde später von Roth (1909) nach Versuchen mit anderen Gasen bestätigt.

Wenn nun der Widerstand an der Oberfläche der Lösung tatsächlich als Diffusionswiderstand eine konstante Größe besitzt, so muß er sich aus unseren Zahlen berechnen lassen. Als Maßstab wählen wir den Diffusionswiderstand der Luft und suchen die Größe x, um die die Dicke der Luftschicht vermehrt werden müßte, um die beobachtete CO_2-Menge diffundieren zu lassen. Sind v und v′ die bei verschiedener Windgeschwindigkeit absorbierten CO_2-Mengen und l und l′ die entsprechenden, aus der Wasserabgabe berechneten Entfernungen der normal zusammengesetzten Luft von der Oberfläche der Lösung, so ist

$$\frac{l + x}{l' + x} = \frac{v'}{v}, \text{ also } x = \frac{l'v' - lv}{v - v'}.$$

Der so berechnete Mittelwert ist 0,46 cm. Wir erhalten dann folgende Zahlen:

	„Windstill" (III u. IV)		Wind 1,0 m/sek. (II)		Wind 3,7 m/sek. (I)
Widerstand für Wasserdampf	0,55 cm		0,17 cm		0,06 cm,
Widerstand für CO_2 an der Oberfläche .	0,46 „		0,46 „		0,46 „ ,
Gesamtwiderstand für CO_2	1,01 cm		0,63 cm		0,52 cm,
Verhältnis dieser Widerstände	1,94	:	1,21	:	1 ,
Verhältnis der absorbierten CO_2-Mengen 3,65 : 6,5 : 7,5 = ...	$\frac{1}{2,05}$	:	$\frac{1}{1,15}$	:	1 .

Die diffundierenden Mengen stehen im umgekehrten Verhältnis zu den Widerständen. Die Abweichungen liegen innerhalb der Fehlergrenzen.

In Wasser erfolgt die Diffusion der Kohlensäure etwa 10000 mal langsamer als in Luft; demnach ist der Widerstand gleich dem einer ungefähr 0,5 μ dicken unbewegten Wasserschicht.

Als Ergebnis dieser Versuche können wir demnach feststellen:

Die in die Kalilauge diffundierende Kohlensäure erleidet an der Oberfläche der Flüssigkeit einen Widerstand gleich dem einer etwa 0,46 cm hohen unbewegten Luftschicht. Dieser hat auf das Verhältnis von Wasserabgabe und Kohlensäureaufnahme wenig Einfluß, wenn der bei den Vorgängen gemeinsame äußere Widerstand groß ist. Je größer er ist, je geringer also die Verdunstung (bei gegebener Verdunstungsfläche und Spannungsdifferenz), desto mehr nähert sich das Verhältnis dem durch Spannungsdifferenz und Diffusionsgeschwindigkeit bestimmten Wert, wie das die Kurven S. 466 zeigen. Aber schon wenn die ruhende Luftschicht auf etwa 0,46 cm verringert wird — und bei unseren Versuchen geschieht das annähernd schon bei gänzlich unmerkbaren Luftbewegungen —, wird die CO_2-Aufnahme durch den Widerstand an der Oberfläche auf die Hälfte reduziert, und bei stärkerem Wind kann die Verdunstung auf sehr hohe Werte gesteigert werden, während die Kohlensäureabsorption schließlich kaum noch ansteigt und einen Maximalwert nie überschreitet, der bei unseren Kurven ungefähr bei 8 mg (pro Stunde und 5,3 qcm Fläche) liegt.

Damit sind auch die Versuchsergebnisse vom ersten Teil dieses Abschnitts erklärt: überall da, wo die Lösung vor dem Zutritt bewegter Luft mehr oder weniger geschützt war, war der äußere Widerstand verhältnismäßig groß, und die Herabsetzung der Kohlensäureabsorption durch den Widerstand an der Oberfläche machte nicht so viel aus wie in den Parallelversuchen, wo die bewegte Luft näher an den Spiegel herantrat. Zwar war in diesen Fällen die Verdampfung meist auch nicht größer als bei den windgeschützten Lösungen, aber das rührt nicht her von einer geringeren Spannungsdifferenz. Die Luft, die hier zwischen der verkleinerten Öffnung des Gefäßes und der Oberfläche der Flüssigkeit umhergewirbelt wurde, besaß natürlich nicht die Zusammensetzung der Außenluft, sondern war reicher an Wasserdampf und ärmer an Kohlendioxyd, und hiermit ist die verschiedene Wirkungsweise von Verkleinerung der Öffnung und Windschutz gegeben: in beiden Fällen wird die

Verdampfung herabgesetzt, aber das eine Mal durch Zurückhaltung dampfreicher Luft, das andere Mal durch Erhöhung des Diffusionswiderstandes; in jenem Fall wird die Kohlensäureaufnahme im gleichen Verhältnis gehemmt wie die Wasserabgabe, in diesem um vieles weniger.

Abschnitt III.

Die physikalische Wirkung der Windschutzeinrichtungen.

Die Verhältnisse bei der assimilierenden Pflanze sind in drei wichtigen Punkten anders als in unseren Modellversuchen: die Wasser abgebende und Kohlensäure aufnehmende Flüssigkeit ist nicht frei beweglich, sondern als Imbibitionswasser in den Zellwänden enthalten; die Kohlensäure absorbierende Substanz ist nicht überall in der Flüssigkeit verbreitet, sondern auf gewisse Teile innerhalb des Plasmas beschränkt (vgl. Willstätter und Stoll, 1918, S. 174), und schließlich bestehen in Größe, Form und Zahl der Windschutzvorrichtungen wesentliche Unterschiede.

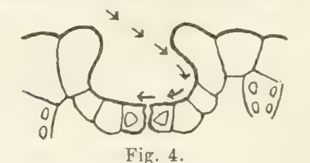
Damit, daß die Kohlensäure durch das Imbibitionswasser der Zellwände und durch Teile des Plasmas erst hindurchdiffundieren muß, ehe sie absorbiert wird, ist hier für ihre Aufnahme ein besonderer Widerstand schon gegeben, der bei Luftbewegung ganz ebenso wirken muß wie der Widerstand einer 0,5 μ dicken, unbewegten Wasserschicht, den wir an der Oberfläche der Kalilauge vorgefunden haben. Während der Wasserdampf von dem äußersten Wasserhäutchen der Zellwand abgegeben wird, muß die Kohlensäure bis zu ihrer Absorption mindestens durch die Wand und die Plasmahaut hindurchdiffundieren. Eine unmittelbare Berührung der Zellwände mit der Außenluft kann daher die Kohlensäureaufnahme längst nicht so steigern wie die Wasserabgabe, und jede Einrichtung, die die Luftbewegung herabsetzt, wird die Kohlensäureaufnahme relativ fördern. Diese Feststellung gilt zunächst für die einzelne Zelle, aber natürlich ebenso für eine Vielheit von Zellen, die zugleich verdunsten und assimilieren. Etwas anders wäre es, wenn wir zweierlei Zellen vor uns hätten, vorwiegend verdunstende und vorwiegend assimilierende, und wenn die Diffusionswege von den beiden Zellsorten zur Außenluft sehr verschieden groß wären. Es wäre dann sogar der Fall denkbar, daß durch Luftbewegung die Assimilation mehr gefördert würde als die Transpiration, wenn nämlich die assimilierenden Zellen den Spaltöffnungen am nächsten liegen würden. Da aber im allgemeinen eher der umgekehrte Fall

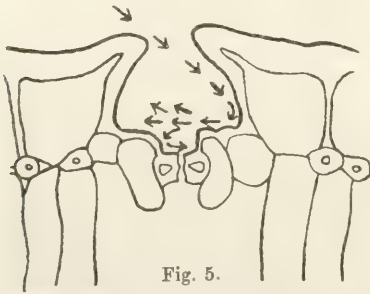
verwirklicht und ein derartiger Gegensatz zwischen den verschiedenen Geweben eines Blattes wohl überhaupt nicht sehr ausgeprägt ist, kann ich mir die Diskussion dieses Falles ersparen.

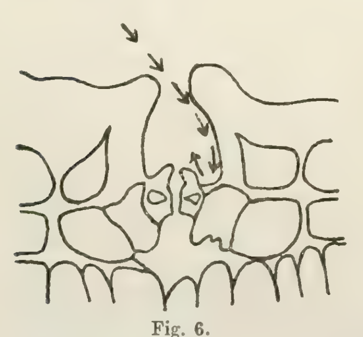
In den kleinen Hohlräumen eines Blattes wird die Reibung an den Wänden eine größere Rolle spielen als in unseren großen Versuchsgefäßen. Aber bei dem gewaltigen Abstand, der immer noch zwischen der Größe dieser Hohlräume und der Molekelgröße besteht, kann die Reibung keine sehr große Hemmung der Bewegung bewirken. Dagegen ist auch die Öffnung im Verhältnis zur Weite des Hohlraums in der Natur wesentlich kleiner als an unseren Modellen, in Versuch 1—4 beispielsweise ist die Öffnung etwa 10mal zu stark vergrößert. Aber es sind eben auch zur Steigerung der Transpiration viel geringere Geschwindigkeiten notwendig. Nehmen wir an, ein Modell sei die 10000fache lineare Vergrößerung einer Spaltöffnung. Ist die Geschwindigkeit der einströmenden Luft in beiden Fällen dieselbe, so dringt im Modell 10000^2mal mehr ein. Der Inhalt der Höhlung ist aber 10000^3-mal so groß, also ist, um einen bestimmten Prozentsatz der eingeschlossenen Luft durch Außenluft zu ersetzen, 10000mal mehr Zeit erforderlich als bei der kleinen Atemhöhle, und wenn nun der Durchmesser der Öffnung 10mal so groß ist, immer noch 100-mal mehr. Eine Luftströmung durch die Spaltöffnung, die nur $^1/_{100}$ der Geschwindigkeit hat wie bei den Modellversuchen, wird die Luft im Innern ebenso rasch durch trockenere, kohlensäurereichere Außenluft ersetzen. Man sieht daraus, daß auch sehr schwache Luftbewegungen noch eine bedeutende Wirkung haben müssen, auch wenn man noch in Betracht zieht, daß infolge der großen Zahl der Spalten an der Blattoberfläche noch keine normal zusammengesetzte Luft, sondern eine „Dampfkuppe“ sich befindet, daß also die Spannungsdifferenzen am Blatt geringer sind als am Modell.

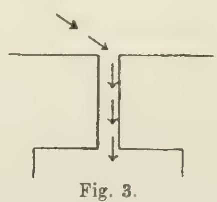
Es braucht wohl kaum noch darauf hingewiesen zu werden, daß es an Luftbewegung in der freien Natur nicht fehlt. Wir finden beispielsweise in den Aufzeichnungen der meteorologischen Stationen wenig Tage mit einer Windgeschwindigkeit unter 1 (= 1,7 m/sek.), dagegen nicht selten Geschwindigkeiten, die die höchsten bei unseren Versuchen angewandten noch übertreffen. Daß davon die Atemhöhle, wenn sie nicht geschützt ist, völlig unberührt bleibt, ist undenkbar.

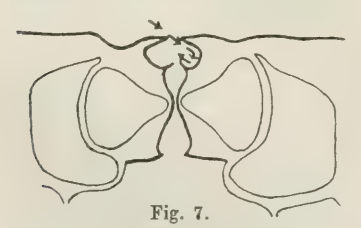
Es wäre nun festzustellen, inwiefern die verschiedenen Formen geeignet sind, die bewegte Luft vom Assimilationsparenchym fernzuhalten. Ich kann aber darauf verzichten, diese Formen alle aufzuführen und zu beschreiben, da das von anderer Seite verschiedentlich, insbesondere von Haberlandt (1918, S. 429 ff.) geschehen ist. Daß diese Einrichtungen alle die Luftbewegung mehr oder weniger hemmen, ist ja ohne weiteres klar. Hat man doch, sobald man sie näher kennen gelernt hatte, bloß ihrer Form wegen ihre Bedeutung in der Bildung windstiller Räume gesucht, ohne daß man den besonderen Vorteil des windstillen Raumes gekannt hätte. Ich möchte hier nur das hervorheben, was diese Formen zur Bildung windstiller Räume besonders geeignet macht.


Fig. 4.
Amherstia nobilis nach Haberlandt.


Fig. 5.
Hakea suaveolens nach Haberlandt.


Fig. 6.
Franklandia fucifolia nach Tschirch.


Fig. 3.


Fig. 7.
Ruscus aculeatus nach Guttenberg.

Es wurde schon in der Einleitung darauf aufmerksam gemacht, daß bei der Bildung tief eingesenkter Spaltöffnungen und weit vorspringender Kutikularleisten selten enge Kanäle vor der eigentlichen Spaltöffnung entstehen, sondern fast immer weite „äußere Atemhöhlen“ oder „Vorhöfe“, deren äußere Mündungen durch vorspringende Zellen oder Kutikularleisten verengert werden. Es wurde darauf hingewiesen, daß diese Erweiterungen keine Hemmung,

sondern eine Förderung der Transpiration verursachen, soweit diese auf bloßer Diffusion beruht. Anders ist es, wenn wir die Wirkung des Windes in Betracht ziehen. Ein Windstoß, der irgendwie schief gegen die Mündung eines engen Kanals stößt — und daß er nicht senkrecht aufstößt, dafür sorgt im allgemeinen das Blatt, das dem senkrecht aufprallenden Wind ausweicht —, ein solcher Windstoß wird hier direkt bis ans andere Ende des Kanals geleitet (s. Fig. 3), in weiten Höhlungen aber wird er gefangen und im Kreise herumgeführt (s. Fig. 4—7). Dort würde die bewegte Luft mit ganzer Gewalt in die Atemhöhle eindringen, hier nur mit einigen Ausläufern der entstehenden Wirbel. Aus demselben Grund fährt ja auch ein Windstoß durch ein enges Kamin in die Zimmer eines Hauses, während er, durch eine Dachluke hereinfahrend, in den unteren Stockwerken auch bei offenen Verbindungstüren nicht mehr verspürt wird.

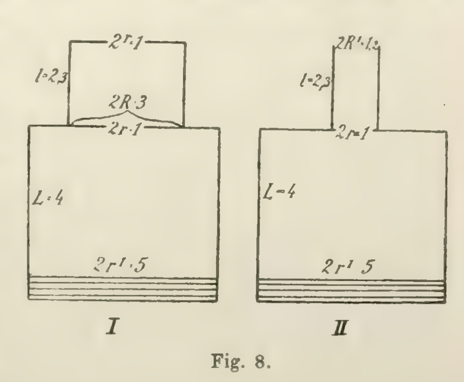


Fig. 8.

Um mich zu überzeugen, ob solche Hohlräume wirklich als Windfänge wirken, stellte ich vor dem Ventilator zwei Glasgefäße mit Wasser auf, die durch paraffinierte Papierhülsen von verschiedener Form geschützt waren (Form und Größe [in cm] s. Fig. 8). Die Gefäße waren etwas tiefer gestellt als der Ventilator, so daß der Wind unter einem kleinen Winkel von oben kam. Sie standen unmittelbar nebeneinander. Trotzdem mußten sie, um Unterschiede in der Windstärke zu eliminieren, in aufeinander folgenden Versuchen gegenseitig ausgewechselt werden. Der Wasserverlust wurde durch Wägung bestimmt, und es betrug die Abnahme im Durchschnitt von vier Versuchen 90 Teile in dem Gefäß I mit der weiten Kammer, auf 100 Teile in Gefäß II mit der Röhre. In völlig ruhiger Luft hätte dagegen der Wasserverlust bei I viel größer sein müssen als bei II. Wir setzen nach Analogie mit den Rennerschen Berechnungen den Diffusionswiderstand (bezogen auf die Fläche $r^2\pi$)

$$\text{für I:}\ \lambda = \frac{r^2}{r_1^2}\left(L - \frac{r_1\pi}{4}\right) + r\pi + \frac{r^2}{R^2}\left(\lambda - \frac{R\pi}{2}\right) = 1{,}65;$$

$$\text{für II:}\ \lambda^1 = \frac{r^2}{r_1^2}\left(L - \frac{r_1\pi}{4}\right) + r\pi + \frac{r^2}{R_1^2}\left(\lambda - \frac{R_1\pi}{4}\right) + \frac{R_1\pi}{4} = 2{,}61.$$

Die Diffusion ist dem Widerstand umgekehrt proportional, demnach kommen auf 100 Teile Wasserverlust in Gefäß II 158 Teile in Gefäß I. Bei Aufstellung in einem geschlossenen Zimmer betrug tatsächlich die Verdunstung von I 129 % von II. Es entweichen also durch die weite Kammer bei völlig stiller Luft 58 %, bei ganz schwacher Luftbewegung 29 % mehr, bei Wind jedoch 10 % weniger als durch die enge Röhre, ein Zeichen, daß die Kammer als Windschutz wirkt.

Die Wirkung der Kammer bei den Spaltöffnungen kann natürlich aus diesem rohen Versuch nicht quantitativ abgeleitet werden. Bei anderer Richtung des Windes wird die Wirkung bald größer, bald geringer sein, und in der Natur wechselt nicht nur die Richtung, sondern auch die Stärke der Luftbewegung an der Oberfläche des Blattes beständig. Daher dürfte es sehr schwierig sein, die Größe der Schutzwirkung dieser Räume auch nur annähernd zahlenmäßig festzustellen. Zudem wirken die vorgeschalteten Hohlräume an der Pflanze deshalb viel günstiger, weil sie in ihrem Bau fast alle zugleich auch andere windschützende Vorrichtungen besitzen, wie wir gleich sehen werden. Sie haben aber im allgemeinen das mit unserem Modell gemeinsam, daß ihre Innenwände mehr oder weniger horizontal (d. h. parallel zur Blattoberfläche) liegen und nie als Ganzes trichterförmig zur Spaltöffnung hinführen. Bei dem von Tschirch aufgestellten Typus der Trichtervertiefung kehrt der Trichter seine Spitze nicht nach innen, sondern nach außen, und innen findet sich meist eine mehr oder weniger ebene Fläche, die von der Spaltöffnung unterbrochen ist (s. Fig. 4, auch Pfitzer, Taf. 37, Fig. 5; Tschirch, Fig. 23; Bernard, Taf. 3, Fig. 6). Dadurch wird nun eben erreicht, daß die bewegte Luft an der Spalte vorbei und nicht in sie hinein geleitet wird. Manchmal befindet sich auf dem Boden solch eines umgekehrten Trichters noch einmal eine Einsenkung wie bei *Hakea suaveolens* (Fig. 5). Damit bleibt seine Wirkung im ganzen dieselbe, und etwa abzweigende Ausläufer des Wirbels werden in der unteren Einsenkung ebenso aufgefangen werden, wie das auch in der Figur angedeutet ist. Bei *Hakea cyclocarpa* (Tschirch, Fig. 21) wiederholt sich diese Einrichtung sogar mehrmals. So bekommt die Einsenkung als Ganzes allerdings die Form eines nach innen sich verschmälernden Trichters, aber seine Wände sind gestaffelt und es werden die in den verschiedensten Richtungen eindringenden Luftströmungen alle horizontal über die Spaltöffnung weggeleitet.

Die zweite, ganz allgemein verbreitete Einrichtung zur Abhaltung der Luftbewegung von der inneren Atemhöhle besteht in der Emporhebung der äußeren Öffnung, der Bildung nach außen konkaver Flächen. Das steht nicht im Widerspruch mit der Einsenkung der Spaltöffnungen; im Gegenteil zeigen gerade die eingesenkten Spaltöffnungen diese Einrichtung häufig zweimal, sowohl am äußeren Rand der Einsenkung wie an der Spaltöffnung selbst, an den Schließzellen. Die äußere Erhebung sehen wir mehr oder weniger ausgeprägt bei den Figuren 4—6 (s. auch Tschirch, Fig. 4, 5, 11—13, 15, 16; Haberlandt, Fig. 179, 180 usw.), an den Schließzellen wird sie meist hergestellt durch die aufstrebenden Kutikularleisten (s. Fig. 6). (Eine große Zahl von Spaltöffnungen aus allen Familien sind bei Voß [1917] abgebildet; sie zeigen fast alle die gehobene Mündung.) Den einfachsten Fall, daß die Schließzellen im Querschnitt gegeneinander abgerundet sind und dadurch die äußere Öffnung eine Art Trichterform bekommt, finden wir

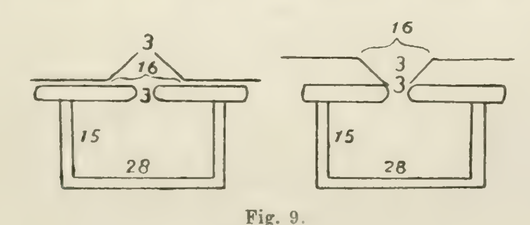


Fig. 9.

kaum einmal verwirklicht, vielmehr sind fast überall Kutikularleisten entwickelt, die bei kräftiger Ausbildung den oben geschilderten Hohlraum herstellen, aber auch bei geringerer Entwicklung der äußeren Öffnung die typische Form geben.

Die Bedeutung dieser Form ergibt sich aus folgendem Versuch: auf zwei kleine, etwas Wasser enthaltende Gläschen I und II waren zwei durchlochte, dicke Glasplättchen aufgekittet und die Löcher jedesmal mit Plastilin ausgefüllt bis auf einen Spalt von 1,7 cm Länge und 0,3 cm Breite. Darauf kamen zwei verschiedene Aufsätze aus Karton, deren Form aus Fig. 9 ersichtlich ist. Die „Leisten“, durch Aufbiegen der Kartonränder entstanden, sollten einfache Kutikularleisten nachbilden, und zum Vergleich wurde der umgekehrte Aufsatz als „Trichter“ am andern Gefäß angebracht. „Leisten“ und „Trichter“ waren 2 cm lang und an den Enden durch Plastilin abgeschlossen. Alle Maße sind dieselben. Die Aufstellung vor dem Ventilator war die gleiche wie im vorigen Versuch.

Zur Erlangung eines zuverlässigen Mittelwerts wurden wieder die Plätze der beiden Aufsätze ausgetauscht, außerdem aber bei gleichbleibenden Aufsätzen die Glasgefäße ausgewechselt, da deren Spalten nicht genau gleich groß hergestellt werden konnten.

	Verdunstung in mg I	Verdunstung in mg II	Verhältnis Leiste : Trichter
Gefäß I, links; Leisten, links . . .	6	20	30 : 100
„ , links; „ , rechts . . .	29,5	7	24 : 100
„ , rechts; „ , rechts . . .	7,5	29	26 : 100
„ , rechts; „ , links . . .	43	10	23 : 100
		Durchschnitt:	26 : 100.

Der Unterschied ist überraschend groß und kann wohl nur durch die Ablenkung des Windes erklärt werden: die über die Fläche streichende Luft nimmt, durch die Emporhebung der Öffnung gezwungen, ihren Weg nach oben, strömt über die Öffnung weg und verhindert gleichzeitig von oben kommende Luft am Eintritt (s. Fig. 10). Zwar ist beim „Leisten"-Aufsatz auch die Diffusion etwas erschwert gegenüber dem „Trichter". Aber daher kann der Unterschied nicht kommen. Ich habe zur Probe dieselben Gefäße einige Tage im geschlossenen Zimmer aufgestellt, und dabei betrug die Verdunstung durch die „Leisten" 91 % von der durch den „Trichter". Da aber die Verdunstung im Wind bei beiden Aufsätzen in der gleichen Zeit noch wesentlich größer war als hier beim „Trichter", so ist klar, daß der Unterschied im Wind ausschließlich auf Rechnung der Luftbewegung und nicht etwa der Diffusion zu setzen ist. Zu einem kleinen Teil mag die Herabsetzung der Luftbewegung auch auf die Wirkung der Kammer zurückzuführen sein, die sich in unserem Versuch, aber ebenso auch oft bei den Spaltöffnungen unter den Leisten bildet.

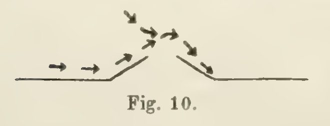


Fig. 10.

Gegenüber der schützenden Wirkung der Leisten wird andererseits der „Trichter" die bewegte Luft gerade in die Öffnung hineinleiten. Er wirkt außerordentlich ungünstig, und damit ist erklärt, warum wir diese Form so selten verwirklicht finden.

Die Einrichtung der emporgehobenen Öffnung wird wirksam sein nicht bloß an der Blattoberfläche, sondern auch innerhalb der Höhlungen, ja hier vielleicht noch mehr. Denn der Erfolg tritt nur ein, wenn die Luftströmung nicht allzu steil auf die emporgehobene Öffnung auftrifft. An der Blattoberfläche ist das nicht

immer der Fall, in den Höhlungen aber wohl zu allermeist, weil die eindringende Luftströmung, wenn sie nicht gerade ganz senkrecht auf die Blattfläche zukommt, immer zuerst auf eine Seitenwand stoßen und dann parallel zur inneren Fläche weiter geleitet werden wird. Innerhalb der Höhlungen scheinen in der Tat die emporgehobenen Öffnungen besonders ausgeprägt zu sein (Fig. 6). Die konkave Fläche braucht aber nicht gerade am Eingang einer Öffnung zu liegen. Die Zeichnungen Guttenbergs (1907) vom Spaltöffnungsapparat von *Ruscus aculeatus*, wovon die eine als Fig. 7 hier wiedergegeben ist, zeigen sehr schöne, nach außen konkave Leisten zum Auffangen des Windes in der Mitte des Vorhofs. Auch bei *Quercus ilex* finden sich ähnliche Bildungen (Guttenberg, 1907, Fig. 1)[1]).

Eine gewisse Ähnlichkeit mit den soeben beschriebenen Einrichtungen haben die emporgehobenen Spaltöffnungsapparate. Namentlich die äußere Kontur ist vielfach fast dieselbe (s. z. B. Tschirch, 1882, Fig. 1 und 2; Benecke, 1892, Fig. 9 und 16, und viele Beispiele bei Voß, 1917), und auch das ist auffällig, daß sie ebenfalls häufig in krug- und rinnenförmigen Vertiefungen auftreten. Die Erhebung der äußeren Öffnung kommt aber hier nicht durch vorspringende Kutikularleisten oder sich vorwölbende Nachbarzellen zustande, sondern durch Erhebung der beiden Schließzellen über die Fläche der Epidermis, teilweise unter Beteiligung der benachbarten Zellen. Die emporgehobenen Spaltöffnungen bilden also morphologisch ein Gegenstück zu den eingesenkten, und wie diesen eine transpirationshemmende, so schreibt man jenen im allgemeinen gern eine transpirationsfördernde Wirkung zu (so Haberlandt, 1918, S. 441). Allein wie diese zustande kommen soll, ist nicht recht verständlich. Wir werden am besten verschiedene Fälle auseinander halten.

Am wenigsten scheint mir eine Förderung der Transpiration denkbar, wenn, wie in dem schönen, von Haberlandt abgebildeten Beispiel von *Cucurbita pepo* (1918, Fig. 192), die Spaltöffnung auf einer frei emporragenden Papille liegt. Einerseits wird die Diffusion nicht erleichtert. Denn selbst wenn entsprechend der An-

1) Eingehendere physikalische Untersuchungen über die Abhängigkeit der Verdunstungsgröße von verschiedenen Öffnungsformen eines Gefäßes im Wind wären sehr wünschenswert, sind mir aber leider zurzeit nicht möglich, da mir der bisher benützte Ventilator nicht mehr zur Verfügung steht.

sicht Renners unmittelbar an der Innenseite der Spaltöffnung maximaler Dampfdruck herrscht, so bleibt doch der Weg durch die Spalte bis zur Oberfläche, zu der die Außenluft völlig freien Zutritt hat, ganz derselbe, es wird also im besten Fall ebensoviel Wasser herausdiffundieren wie ohne Emporhebung. Liegt aber, wie ich für wahrscheinlicher halte, der maximale Dampfdruck tiefer im Gewebe, so wird durch die Einschaltung des Kanals die Entfernung von der Spalte und damit der Diffusionswiderstand vergrößert und die diffundierende Wassermenge dementsprechend vermindert. Dagegen ließe sich einwenden, es könnten dafür vielleicht die den Kanal umschließenden Epidermiszellen um so mehr Wasser abgeben und darin die Bedeutung für die Pflanze liegen. Vom ökologischen Gesichtspunkt aus erscheint dies zwar als recht unwahrscheinlich: die Epidermiszellen dürfen nach den Untersuchungen von M. Westermaier (1884) und Ursprung und Blum (1918) im allgemeinen als Wasserspeicher angesehen werden, die trotz ihrer verhältnismäßig geringen Saugkraft Wasser nicht ohne weiteres abgeben. Wenn es je für die betreffende Pflanze einen Vorteil bedeuten sollte, die Transpiration zu steigern, so müßte doch dieser Vorteil in einem größeren Wasserumsatz der aufbauenden und nicht in einer Entleerung der wasserspeichernden Zellen liegen. Da diese ökologische Betrachtungsweise die Frage natürlich nicht entscheiden kann, suchte ich festzustellen, ob nicht ein Schutz dieser Epidermiszellen gegen Wasserabgabe schon anatomisch nachweisbar wäre. Ich untersuchte die Spaltöffnungen am Fruchtstiel von *Cucurbita pepo*, von denen ich einen Teil emporgehoben fand, wenn auch nirgends ganz so hoch wie Haberlandt. Bei Behandlung mit Jod und konzentrierter Schwefelsäure blieb in der Tat im Kanal ein gelb gefärbter, zarter Kutikularschlauch zurück, der die Innenwand etwa bis zu der Stelle herab ausgekleidet hatte, wo er sich zur Atemhöhle erweitert. Durch einen Kanal, dessen Wände selbst kein Wasser abgeben, wird sicher die Diffusion herabgesetzt, einerlei, ob er nun außerhalb oder innerhalb der Spalte angebracht ist. Wenn wir aber die Wirkung des Windes mit in Betracht ziehen, so ist es dasselbe: ein solcher zwischen Atemhöhle und Spalte eingeschalteter Kanal wird einen gewissen, wenn auch unvollkommenen Schutz gegen Luftbewegung bilden — etwa wie der Zylinder in unseren Versuchen 5 und 6. In diesem Fall stellt also die emporgehobene Spaltöffnung sicher eine transpirationshemmende Einrichtung dar.

Etwas anders liegen allerdings die Verhältnisse, wenn die emporgehobenen Spaltöffnungen von einem dichten Haarfilz umgeben sind. Dabei werden zwar, wie Renner hervorhebt, die Spalten aus einer geschützten Atmosphäre etwas näher an die wasserärmere Außenluft herangerückt. Dieser Umstand muß an sich die Wasserabgabe steigern. Ob aber diese Wirkung nicht durch den längeren Weg innerhalb der Spalte wieder aufgehoben wird, läßt sich wohl doch nicht so ohne weiteres sagen. Zudem ist in dem von Volkens (1887, S. 51) erwähnten und von Renner (1910, S. 457) wieder aufgenommenen Fall von *Echinops spinosus*, ebenso aber auch bei verschiedenen *Cistus*-Arten mit emporgehobenen Spaltöffnungen und bei nahezu allen von Voß (1917) abgebildeten Beispielen, soweit Haare überhaupt vorhanden sind, die Erhebung der Spalten so verschwindend gering gegenüber der Höhe des Haarfilzes, daß die dadurch erzielte Annäherung der Spalten an die wasserdampfärmere Atmosphäre kaum von Bedeutung sein kann. Deshalb wird sich auch die Erklärung von Volkens kaum halten lassen, daß durch die Emporhebung die Lichtverhältnisse für die Schließzellen verbessert werden.

Einzig die Vermutung von Benecke (1892, S. 70), es könnte durch die Emporhebung ein freieres Spiel der Schließzellen ermöglicht werden, läßt sich nicht ohne weiteres von der Hand weisen. Doch handelt es sich zunächst eben nur um eine Vermutung. Dagegen ist erhöhter Schutz gegen Wind wenigstens bei den sanft emporgehobenen Spalten wohl kaum zu bezweifeln. Die Erhebung wird auf die darüber hinstreichende Luft dieselbe Wirkung haben wie die geringe Erhebung des Randes der Öffnung bei unseren Versuchen, die der Ablenkung nach außen. Diese Wirkung der emporgehobenen Spaltöffnung muß eintreten nicht nur bei freier Lage, sondern auch bei dem häufigeren Fall der Versenkung in Gruben und Rinnen, wenn hier die eindringende Luft an den Wänden hinstreicht, und schließlich auch in dem noch häufigeren Fall der Bedeckung durch Haare, soweit das Haarkleid nicht allein schon völlige Windstille herstellen kann. Die emporgehobenen Spaltöffnungen sind dann dazu da, die Schutzvorrichtungen gegen übermäßige Verdunstung in ihrer Wirkung zu unterstützen und nicht sie unwirksam zu machen.

Ein weiteres Mittel, den Wind abzuhalten, haben wir vor uns, wo der Eingang zur Atemhöhle die Form eines gewundenen

Kanals annimmt, sei es, daß Kutikularvorsprünge an beiden Schließzellen sich ineinander verzahnen (s. Haberlandt, 1918, Fig. 183, Mühldorf, 1922), oder daß an der äußeren Atemhöhle die begrenzenden Zellen mit Vorsprüngen ähnlich ineinander greifen (s. Renner, 1910, Fig. 21). Der ständige Wechsel der Richtung muß für das Vordringen bewegter Luft ein wesentliches Hindernis sein. Für die Diffusion ergibt sich ein Hindernis nur insofern, als dadurch der Weg etwas verlängert und so der Diffusionswiderstand etwas vermehrt wird. Es ist dies ein Fall, bei dem es besonders in die Augen springt, daß die Bedeutung des komplizierten Apparats nicht bloß in der Vergrößerung des Diffusionswiderstandes liegen kann, die bei einfacher Verengerung des Kanals ebenso eintreten würde.

Wir haben uns bisher nur mit Schutzeinrichtungen beschäftigt, die außerhalb der Zentralspalte zur Wirkung kommen; die innerhalb der Spalte gelegenen sind danach leicht verständlich, so die hinteren Kutikularleisten. Eine stärkere Ausbildung der Wände an der Bauchseite wird ja zumeist schon durch den Öffnungsmechanismus der Schließzellen gefordert. Wenn aber statt einfacher Wandverdickung auch innerhalb der Zentralspalte sich vorspringende Leisten bilden, entsprechend den vorderen Kutikularleisten, so umschließen sie einen mehr oder weniger abgeschlossenen Raum, in dem eindringende Luftströmungen sich verbreiten und abschwächen können (z. B. Fig. 7). Ähnliche Räume können durch kutikularisierte Vorwölbungen der Nebenzellen geschaffen werden (z. B. *Saxifraga aizoon* nach Voß, Fig. 33). Am günstigsten muß aber die Kutikularisierung der Atemhöhle wirken, namentlich wenn diese einen einheitlichen, abgerundeten Raum bildet, aus dem nur schwache Kanäle zum verdunstenden und assimilierenden Parenchym führen, wie schon Pfitzer (1870) einen Fall beschreibt. Es ist schwer zu sagen, wie weit im einzelnen Fall die Luftbewegung vordringt. Bei lebhafterem Wind werden jedenfalls auch in der kutikularisierten Atemhöhle noch Luftströmungen die Regel sein; dann besteht ihre Wirkung darin, daß sie das Interzellularsystem mehr oder weniger vollkommen vor Luftbewegung schützt. Bei großer Windstille herrscht vielleicht schon an der Zentralspalte völlige Ruhe, dann bildet die kutikularisierte Atemhöhle einen weiteren zwischen Spalte und assimilierendes Parenchym eingeschalteten Widerstand, und je größer dieser Widerstand ist, desto

mehr wird die Kohlensäureaufnahme im Verhältnis zur Wasserabgabe erhöht.

In demselben Sinne muß auch jede Verengerung oder Verlängerung der Wege des Interzellularsystems wirken. Nun weiß man seit langem, daß gewisse Pflanzen lange, enge Kanäle zwischen den assimilierenden Zellen ausbilden, die dafür in größerer Zahl vorhanden sind und sich nicht auf die Fugen zwischen je drei Zellen beschränken, sondern auch als sogenannte Gürtelkanäle die Zellen der Quere nach rings umlaufen. Auch die Gürtelkanäle hat Pfitzer (1870) zuerst entdeckt, Tschirch (1882, S. 154) hat ihr Vorkommen bei *Hakea suaveolens* und *Olea europaea*, Gilg (1891, S. 557 ff.) ihre weitere Verbreitung bei den Restionaceen und ihre Verbindung mit zahlreichen und ebenso engen Längskanälen festgestellt. Während nun Tschirch (S. 155) findet, wegen der langen, engen Form der Kanäle müsse hier die Diffusion besonders langsam erfolgen, erklärt Gilg (S. 591), sie müsse wegen der großen Zahl der Kanäle besonders lebhaft vor sich gehen. Für Tschirch ist die Herabsetzung der Verdunstung, für Gilg die Steigerung der CO_2-Zufuhr das Wesentliche. Die Streitfrage ist wohl durch die Feststellung entschieden, daß durch die Bildung eines langen Diffusionssystems verhältnismäßig wenig Wasser abgegeben und viel Kohlensäure aufgenommen wird. Ob dabei der Diffusionswiderstand des Interzellularsystems etwas größer oder kleiner ist als in einem nur gedachten Normalfall, ist ziemlich belanglos.

Damit sind aber die Mittel zur Abhaltung der Luftbewegung vom assimilierenden und verdunstenden Gewebe noch nicht erschöpft. Ich sehe dabei ab von den Einrichtungen, deren Wirkung als Transpirationsschutz schon immer hervorgehoben wurde, wie Bedeckung durch Haare oder Schuppen, Einrollung der Blätter, Polsterwuchs usw. Hier überall ist natürlich der Windschutz nicht nur eine transpirationshemmende Einrichtung wie jede andere auch, sondern eine, die die Kohlensäureaufnahme begünstigt. Ich denke nun an einen anderen Umstand, auf den ich durch eine Bemerkung Baranetzkis aufmerksam wurde. Baranetzki (1872, S. 83) fand bei Transpirationsversuchen, daß Blätter von *Inula helenium* und *Aesculus hippocastanum* durch plötzliche, sekundenlange Erschütterung einen starken Wasserverlust erleiden, der bei mehrmaliger Wiederholung der Erschütterung immer geringer ausfällt, und er schloß daraus, daß bei der mit der Erschütterung verbun-

denen Deformation des Gewebes wasserdampfreiche Luft aus den Interzellularräumen ausgetrieben und bei der elastischen Rückkehr in die alte Lage durch trockene Außenluft ersetzt werde. Dieselbe Wirkung erwartet er von heftigen Windstößen. In der Tat wird ja bei der Biegung eines Körpers, dessen Außenwände weniger nachgiebig sind als die Füllung, diese zusammengepreßt (auf dem Widerstand gegen diesen Druck beruht bekanntlich die Wirkung mechanischer Gurtungen, vgl. Bonner Lehrbuch, 1913, Fig. 92). Da die mit Flüssigkeit erfüllten Mesenchymzellen eines Blattes sich kaum auf ein kleineres Volumen zusammenpressen lassen, wird um so mehr die Luft der Interzellularen bei einer Biegung komprimiert werden und aus den geöffneten Spalten lebhaft entweichen, und nach der Streckung wird ebenso Luft von außen wieder eingesogen werden. Wie jede Luftbewegung, so muß auch diese den Wasserverlust mehr befördern als den Kohlensäuregewinn. Alle starren Blätter aber, wie z. B. die immergrünen Hartlaubgewächse, werden von dieser Wirkung verschont bleiben.

Diese Feststellung wäre vielleicht weniger wichtig, wenn es nicht seit langem bekannt wäre, daß es Blätter gibt mit Einrichtungen, die gar keine andere Wirkung haben können, als das Blatt unbiegsam zu machen. Es sind das die sogenannten Strebezellen und Strebewände. Abbildungen und Schilderungen dieser Formen und ihres Vorkommens finden sich bei Tschirch (1882, S. 164 ff.) und Guttenberg (1907, S. 418, 423, 437 ff.). Tschirch, der auch die Namen geschaffen hat, findet (S. 164) „fast ausnahmslos bei Pflanzen, die einem trockenen Klima angehören, eine auffallende Starrheit des Laubes. Dieselbe, oft nur von der Dicke der Epidermis bedingt, hat in den weitaus meisten Fällen ihren Grund in einer Versteifung des Blattes durch die mannigfachsten mechanischen Elemente“. Tschirch sagt zwar weiterhin, diese Elemente hätten teilweise nicht den Zweck, biegungsfest zu machen, sondern die Epidermiswände von Ober- und Unterseite auseinander zu halten. Aber die Wirkung auf die Biegungsfestigkeit ist damit doch unstreitbar vorhanden; es handelt sich ja dann um Gurtungen zwischen festen Wänden. Auch Guttenberg findet, daß die Strebewände im Blatt von *Laurus nobilis* und von *Olea europaea* die Biegungsfestigkeit erhöhen (S. 423 und 438). Welche Bedeutung dieser Wirkung zukommt, davon soll im nächsten Abschnitt die Rede sein.

Abschnitt IV.

Die ökologische Bedeutung der Windschutzeinrichtungen.

Es war bisher nur von der physikalischen Wirkung der verschiedenen Einrichtungen die Rede. Die Frage nach der Bedeutung für das Leben der Pflanze wurde zunächst möglichst beiseite gelassen. Denn es ist Renner durchaus zuzustimmen, wenn er für die Deutung anatomischer Tatsachen sichere physikalische Grundlagen verlangt (1910, S. 451). Aber damit scheint mir die Aufgabe des Biologen nicht erfüllt.

Renner sagt: „Bei der Deutung anatomischer Daten wird durchweg die Rede nur davon sein, wie die gegebenen Einrichtungen nach bekannten physikalischen Gesetzen notwendig wirken müssen. Worauf es mit einem Moment der Gestaltung ‚abgesehen' ist, scheint mir kein Problem, weil die Frage sich außerhalb jeder möglichen Erfahrung bewegt. Auch müßte mit der Zulassung der Fragestellung die Möglichkeit supponiert werden, daß mit der Bildung eines morphologischen Elements eine Leistung angestrebt sei, die das Organ zu verwirklichen aus physikalischen Gründen nicht imstande ist. Und damit wäre der unfruchtbarsten Phantasterei Tür und Tor geöffnet." In der Tat haben alle Ausführungen, welche davon ausgehen, daß hinter den Lebensäußerungen der Pflanze ein Wille oder eine Seele steckt, uns dem Verständnis der wirklichen Verhältnisse nicht einen Schritt näher gebracht. Aber es heißt noch keineswegs der Pflanze eine Absicht zuschreiben, wenn wir feststellen, daß eine bestimmte Neuerwerbung für die Pflanze einen Vorteil bedeutet. Und es genügt uns nicht, eine beliebige physikalische Wirkung einer Einrichtung festzustellen, sondern wir müssen die Wirkung herausfinden, die von Bedeutung ist für das Leben der Pflanze, für die Erhaltung der Art.

Auch sonst finden wir nicht selten, daß die Frage nach der Bedeutung, der „Zweckmäßigkeit" als eine Frage zweiten Ranges betrachtet wird. Man hält gern die Zurückführung von Erscheinungen der belebten Welt auf physikalische Gesetze für wertvoller als die Zurückführung auf das Gesetz der Zweckmäßigkeit. Das mag daher kommen, daß der Begriff der Zweckmäßigkeit ziemlich unklar ist auch dann, wenn man ohne jeden vitalistischen Nebengedanken unter „zweckmäßig" nichts anderes versteht als „vorteilhaft für die Erhaltung der Art". Es fehlt meist an einer klaren

Formulierung. Denn es ist genau genommen gar nicht möglich, eine Einrichtung unter gegebenen Verhältnissen schlechtweg als zweckmäßig oder vorteilhaft zu bezeichnen.

Man kann von zweckmäßigem Bau in absolutem und relativem Sinne sprechen, in absolutem dann, wenn man von einer bestimmten Menge an Material ausgeht und angeben will, daß es für einen bestimmten Zweck in der denkbar besten Weise angeordnet ist; zum Beispiel können die Festigungselemente eines Organs so verteilt sein, daß die größte Biegungsfestigkeit erreicht ist. Diese Fälle sind verhältnismäßig selten. Wenn wir aber den Bau des Wales als zweckmäßig fürs Wasserleben bezeichnen, so wollen wir damit gewiß nicht sagen, daß eine noch vorteilhaftere Ausnützung desselben Materials nicht denkbar wäre. Zu einer solchen Behauptung reichen unsere Kenntnisse niemals aus. Hier kann es sich nur um die Feststellung einer relativen Zweckmäßigkeit handeln. Wir können nur soviel aussagen, daß der Bau für das Wasserleben vorteilhafter ist als bei anderen, aber auch nicht bei allen anderen Tieren. Der Wal ist nicht zweckmäßiger gebaut als eine Meduse, der Steinbrech mit seinem Wasserspeicher nicht besser ausgerüstet als das Moos, das auf demselben Felsen wächst und das Austrocknen ertragen kann. Nur beim Vergleich mit Organismen, die im übrigen ähnlich gebaut sind, läßt sich Zweckmäßigkeit feststellen. Wenn wir von der vorteilhaften Ausrüstung des Wales sprechen, so vergleichen wir ihn in Gedanken mit dem Durchschnittstypus des Säugetiers, und so oft wir den zweckmäßigen Bau eines Lebewesens für eine bestimmte Umgebung feststellen, schwebt uns daneben das meist etwas unklare Bild eines ähnlichen Organismus vor, das nur in bestimmten Punkten anders gebaut ist.

Scharf formulieren läßt sich ein Gesetz der Zweckmäßigkeit nur, wenn wir es auf den Boden der Entwicklungslehre stellen und jede Form mit einer ganz bestimmten Form vergleichen, nämlich mit der, aus der sie hervorgegangen ist.

J e d e i n d e r S t a m m e s e n t w i c k l u n g n e u a u f t r e t e n d e F o r m i s t a l s A n p a s s u n g a n d i e U m g e b u n g z u b e t r a c h t e n, d. h. s i e i s t u n t e r d e n B e d i n g u n g e n i h r e r E n t s t e h u n g z u r E r h a l t u n g d e r A r t b e s s e r g e e i g n e t a l s d i e A u s g a n g s f o r m. Dieses Gesetz ist anwendbar nicht nur auf das Individuum als Ganzes, sondern auch auf einzelne Teile. In diesem Fall gehören zur Umgebung auch andere Teile desselben Individuums. So kann beispielsweise die Umwandlung von Assimilationsparenchym in

Speicherparenchym eine Anpassung sein an die Ausbildung eines starken Korkmantels. Genau genommen sollte man die neue Form vielleicht nicht als „besser geeignet", sondern als „mindestens ebenso geeignet" bezeichnen. Denn wo z. B. die neue Form durch Reduktion entstanden ist, kann es zweifelhaft sein, ob gegenüber der alten ein Vorteil zu verzeichnen ist. Aber es genügt ja, zu wissen, daß die Verbesserung einen unendlich kleinen Wert annehmen kann.

Vielleicht erscheint es als zu weit gegangen, wenn in diesem Gesetz alle Veränderungen im Lauf der Stammesentwicklung als Anpassungen bezeichnet werden[1]). Dann mag man den Satz als Hypothese bezeichnen, aber als Hypothese scheint er mir schlechtweg unentbehrlich für jeden, der Ökologie treiben und dabei sich nicht mit ganz vagen Begriffsbestimmungen begnügen will. Er mag bei sich davon überzeugt sein, daß es nicht möglich ist, alle Formen als Anpassungen zu erklären; aber von vornherein irgend einen Teil von der Erklärung auszuschließen, wäre völlig willkürlich. Es ist ja möglich, daß sich mit der Zeit Ausnahmen zu diesem Gesetz mit einiger Sicherheit nachweisen lassen und daß man es dann durch ein besseres ersetzen muß; hiermit ist bei allen empirischen Gesetzen zu rechnen. Das Wesentliche ist, daß es klar ist. Dann trägt die Unterordnung einer Erscheinung unter dieses Gesetz ebensoviel zur Klärung des Weltbildes bei und ist daher ebenso wichtig wie die Unterordnung unter ein physikalisches Gesetz.

Diese Unterordnung ist nun freilich nicht ganz einfach. Gewöhnlich kennen wir für eine vorliegende Form weder die Ausgangsform noch die Bedingungen der Entstehung. Wo es sich jedoch um so komplizierte Formen handelt wie die eingesenkten Spaltöffnungen, da kann die Ausgangsform kaum zweifelhaft sein, es ist eben die einfachere, nicht eingesenkte Form der Spaltöffnung. Als die Bedingungen ihrer Entstehung aber kann man mit gewissen Einschränkungen die Bedingungen ansehen, unter denen wir eine Form heute vorfinden. Denn wenn man auch nicht gerade annehmen kann, daß sie an demselben Platz einst entstanden ist, so ist es doch eine alte Erfahrung, daß sich die Arten im allgemeinen nur über solche Gebiete verbreiten, deren Bedingungen gegenüber

1) Es sei ausdrücklich hervorgehoben, daß natürlich nicht alle bei der Entwicklung und Vererbung neu auftretenden Formen als Anpassungen erklärt werden sollen, sondern nur die, die sich in der Stammesentwicklung erhalten und gegenüber den alten durchsetzen.

dem Ursprungsland nicht allzu verschieden sind. Je mehr sich aber eine Art oder eine Gattung oder allgemeiner ein Stamm späterhin in anderen Eigenschaften verändert hat, desto weniger braucht die Verbreitung mit der ursprünglich gegebenen übereinzustimmen. Wir treffen dann die Einrichtung, auf die es uns ankommt, vielleicht unter Verhältnissen, wo sie von einer ganz nebensächlichen Bedeutung für die Pflanze ist. Daher ist bei der Feststellung der Entstehungsbedingungen einer Einrichtung Vorsicht allerdings geboten. Wenn aber unter bestimmten äußeren Bedingungen sehr viele Pflanzen ein und dieselbe Einrichtung zeigen, und zwar Pflanzen, die verwandtschaftlich nicht zusammengehören, die demnach diese Einrichtung alle selbständig erworben haben, dann ist anzunehmen, daß die heutigen Bedingungen auch die Bedingungen der Entstehung waren; und wenn wir andererseits unter verschiedenen äußeren Bedingungen verschiedene Einrichtungen antreffen bei Pflanzen, die miteinander nahe verwandt sind, so ist wahrscheinlich, daß die Erwerbung noch nicht allzuweit zurückliegt und darum die Bedingungen, unter denen sie erfolgte, auch der heutigen Verbreitung noch zugrunde liegen. — Für die Entstehungsbedingungen der Windschutzvorrichtungen stehen uns Beweismittel von beiderlei Art zur Verfügung.

Wenn wir nun dazu übergehen, nachzuweisen, daß die Windschutzeinrichtungen immer da entstanden sind, wo es an Wasser mangelte, und wenn wir andererseits wissen, daß diese Einrichtungen bei gleicher CO_2-Aufnahme eine geringere Wasserabgabe bewirken, so müssen wir uns doch darüber klar sein, daß wir damit einen geschlossenen Beweis für die Nützlichkeit der Bildung noch nicht geschaffen haben. Wer sich ganz auf physiologische Grundlagen stützen will, wird noch den quantitativen Nachweis verlangen, daß die Wassermenge, die die Pflanze durch die Windschutzeinrichtung spart, wesentlich für sie ist, daß sie ohne dieselbe nicht imstande wäre, ihren Standort dauernd zu behaupten. Dies ist zunächst und wohl auf lange Zeit eine Annahme, die sich nur auf pflanzengeographische Beobachtungen stützen läßt: unter dieser Annahme allein ist es möglich, die charakteristische Verbreitung der Windschutzeinrichtungen zu erklären. — Daß die Windschutzeinrichtungen das Verhältnis von Transpiration und Kohlensäureaufnahme beeinflussen, ist festgestellt; ob diese Wirkung für die Pflanze von wesentlicher Bedeutung ist, können wir zunächst nur der geographischen Verbreitung der Einrichtungen entnehmen.

Daß die Windschutzeinrichtungen ganz allgemein an wasserarmen Standorten am häufigsten vorkommen, zeigt schon die Zusammenstellung von Tschirch (1882), und seitdem ist noch eine Menge weiterer Beispiele bekannt geworden. Diese Erscheinung ist bei den verschiedensten Gruppen des Pflanzenreichs von den Moosen aufwärts zu beobachten, und häufig wechselt der Grad der Ausbildung von Windschutzeinrichtungen mit der Feuchtigkeit des natürlichen Standorts innerhalb einer und derselben Gattung oder sogar bei derselben Art. [Die Spaltöffnungen von *Sarothamnus scoparius* z. B. sind wenig geschützt bei den Keimblättern, viel besser bei den Laubblättern, die noch weit in die trockene Jahreszeit hinein vegetieren und am besten an der Achse, die allein die größte Dürre überdauert (s. Porsch, 1905, Taf. III, Fig. 1—3).]

Auf eine neue Zusammenstellung all der Beispiele kann wohl verzichtet werden. Die geographische und zeitliche Verteilung spricht durchaus dafür, daß die fraglichen Einrichtungen der Pflanze gerade bei Wassermangel von Nutzen sind, und nach den Ergebnissen der vorhergehenden Abschnitte muß dieser Nutzen in ihrer Wirkung als Windschutz liegen, vorausgesetzt allerdings, daß die Pflanzen zur Zeit des Wassermangels assimilieren; denn den Vorteil suchen wir eben darin, daß trotz Einschränkung der Transpiration eine verhältnismäßig reichliche Assimilation ermöglicht wird. Wären die Spalten beispielsweise bei den mediterranen Hartlaubgewächsen zur Zeit des sommerlichen Wassermangels überhaupt geschlossen, so könnte die Bedeutung der Einrichtung nicht in der angegebenen Wirkungsweise bestehen. Diese Frage von entscheidender Bedeutung mußte durch besondere Untersuchungen geklärt werden, über die im letzten Abschnitt berichtet werden soll. Zunächst möchte ich aber noch zeigen, daß nicht nur unsere Erklärung der Windschutzeinrichtungen ganz allgemein mit ihrer Verbreitung im Einklang steht, sondern ebenso die oben gegebene Deutung der Ausbildung im einzelnen durch die Verbreitung der einzelnen Formen gestützt wird.

So wird der Vorteil, der in der Einschaltung von Hohlräumen zwischen Assimilationsparenchym und Außenluft besteht, durch die Tatsache beleuchtet, daß bei zunehmender Trockenheit des Standorts die Kutikularleisten und Emporwölbungen der Nachbarzellen nicht nur besonders kräftig entwickelt sind, sondern auch ausnehmend große und charakteristisch geformte Hohlräume zwischen sich frei lassen. Besonders wichtig erscheint mir aber die Fest-

stellung, daß auch bei einer sonst völlig verschiedenen Art von Spaltöffnungen sich Höfe herausgebildet haben, nämlich bei den Marchantiaceen und Ricciaceen. Man unterscheidet bekanntlich die beiden Formen von Spaltöffnungen, die hier auftreten, nach Leitgeb als einfache und kanalförmige. Der letztere Ausdruck ist aber meist wenig bezeichnend, da der sogenannte Kanal einen weiten Hof darstellt, dessen innere und äußere Mündung stark zusammengezogen sind, oft so sehr, daß der Hof innen von einer fast ebenen Fläche begrenzt wird (s. Haberlandt, 1918, Fig. 191). Die physikalische Wirkung einer Abfangung des Windes, der durch die einfachen Spaltöffnungen leicht eindringen kann, muß hier ohne Zweifel eintreten. Ob die betreffenden Pflanzen von der damit bewirkten Wasserersparnis einen Vorteil haben, läßt sich auch hier von vornherein nicht behaupten; keinenfalls dürfen wir aus ihrem verhältnismäßig feuchten Standort schließen, daß sie nun jeden beliebigen Wasserverlust ertragen könnten. Daß nun aber alle die Marchantiaceen, die sonst nur einfache Spaltöffnungen haben, gerade an den emporgehobenen und daher besonders exponierten Fruchtköpfen auch solche Höfe entwickeln (Leitgeb, 1880, S. 42), spricht durchaus dafür, daß in der physikalischen Wirkungsweise als Windschutz auch die ökologische Bedeutung des Hofes liegt.

Die Emporhebung der äußeren Mündung findet sich in der Form emporgehobener Spaltöffnungen besonders in Gruben, Rinnen und bei starker Behaarung, also gemeinsam mit anderen Windschutzeinrichtungen. Volkens und Haberlandt (1918, S. 441) machten schon darauf aufmerksam, daß damit eine Funktion als transpirationsförderndes Mittel nicht gut vereinbar ist. Ich sehe darin sogar eine Bestätigung der Ansicht, daß sie umgekehrt als wassersparende Einrichtungen wirken. Wenn nun emporgehobene Spaltöffnungen manchmal auch an Pflanzen verhältnismäßig feuchter Standorte vorkommen, wie bei gewissen Farnen (Haberlandt, 1918, S. 441), so deutet das zunächst nur darauf hin, daß auch für diese Pflanzen ein gewisser Windschutz von Vorteil ist, wenn überhaupt die Bedeutung der emporgehobenen Spaltöffnungen überall dieselbe ist, was keineswegs der Fall zu sein braucht.

Die Kutikularleisten sind stark entwickelt bei Pflanzen trockener Standorte und zeigen sich um so schwächer ausgebildet, je mehr Feuchtigkeit normalerweise in ihrer Umgebung herrscht. Für diese alte Beobachtung findet man reichlich Beispiele, z. B. in der Arbeit von Voß (1917). In all diesen Fällen ist also noch

dafür gesorgt, daß der Zugang zur Spalte keine Trichterform bekommt und die Spalte eine gewisse Tiefe besitzt, und nur an besonders feuchten Standorten und vor allem bei den Schwimmpflanzen (Haberlandt, 1887) findet sich eine Einrichtung, die den Windzutritt erleichtert: die die Spalte begrenzenden Wände sind zu einer scharfen Schneide verschmälert. Diese Gesetzmäßigkeit macht es sehr wahrscheinlich, daß für die meisten Pflanzen ein gewisser Schutz gegen übermäßige Transpiration ein Bedürfnis ist, und diese Folgerung ist um so wertvoller, als uns die Möglichkeit noch verschlossen ist, auf physiologischem Wege festzustellen, welche Einrichtungen durch die natürlichen Standortsverhältnisse einer Pflanzenart gefordert werden.

Es ist nun aber noch zu erwägen, ob die Kutikularleisten nicht noch andere Wirkungen ausüben, die ihre Verbreitung erklären könnten. So sagt Porsch (1905, S. 50), die Bildung der Leisten sei durch die Mechanik des Spaltöffnungsapparates gefordert. Nun wird allerdings vielleicht bei den meisten Spalten die Öffnungsbewegung dadurch ermöglicht, daß die Bauchseite einerseits stärker verdickt ist als die Rückenseite und andererseits in ihrer Mitte auf halber Höhe doch wieder eine dünne Stelle besitzt[1]). Aber damit ist die Bildung vorspringender Leisten noch lange nicht bedingt. Vor allem aber haben die primitiven Spaltöffnungen der Moose einen ganz anderen Mechanismus, der eine Verstärkung der Bauchseite keineswegs verlangt (s. Haberlandt, 1886, S. 467 ff. und Kuhlbrodt, 1922, S. 366 ff.), und doch zeigt z. B. *Anthoceros* (Porsch, Taf. I, Fig. 16; Kuhlbrodt, Fig. 4) gerade solche vorspringende Leisten, wie sie bei den höheren Pflanzen die Regel sind.

Auf andere Weise sucht Kuhlbrodt (1922) das erste Auftreten einer Art Leisten bei der primitivsten Spaltöffnungsform der Moose, dem „Archetypus", zu erklären. Die Wandverstärkung bildet hier eine Kante rechts und links am oberen Rand der Spalte (s. Kuhlbrodt, Fig. 5). Im Anschluß an Kraus (1914, S. 396) sagt nun Kuhlbrodt: „Eine etwas stärkere Verdickung der Stelle, wo die Außen- bezw. Innenwand mit der Bauchwand zusammenstoßen, ... wird sich immer ergeben, wenn man sich zwei nebeneinander liegende Epidermiszellen zum Zwecke der Durch-

1) Vereinigung zweier Öffnungsmechanismen, Öffnung in die Tiefe und in die Breite, beim *Helleborus*-Typus (vgl. Copeland, 1902, S. 340).

lüftung aufgespalten denkt" (S. 365). Wenn man sich eine fertig ausgebildete, mit verdickten Außenwänden versehene Epidermis aufgespalten denkt, trifft das freilich zu. Aber diese Vorstellung ist doch recht willkürlich, und selbst wenn die ersten Spaltöffnungen auf diese Art entstanden wären, so erklärt das nicht, warum sich diese Form erhalten und zur Leiste weiter entwickelt hat. Die einzige, zunächst hypothetische Erklärung dafür scheint mir die, daß schon die Bildung einer Kante, die Schaffung einer Art von Rand statt eines Trichters, hemmend auf das Eindringen des Windes wirkt.

Gürtelkanäle sind meines Wissens bis jetzt nur bei Xerophyten festgestellt worden *(Kingia australis, Hakea suaveolens, Olea europaea, Cassia angustifolia)*, zusammen mit anderen Schutzmitteln gegen übermäßige Transpiration, woraus sich ihre Bedeutung ergibt.

Schließlich ist auch Starrheit des Laubes bei Xerophyten ganz merkwürdig verbreitet. Es wurde schon oben (S. 484) die Feststellung Tschirchs zitiert, daß diese Starrheit nicht nur auf der starken Verdickung der Epidermisaußenwände, sondern auch auf der Ausbildung besonderer Strebezellen und Strebewände beruht. Auch Schimper (1898) nennt als typisches Merkmal xerophiler Struktur unter anderem Zunahme des Sklerenchyms (S. 7). Nach ihm haben auch in tropischen Gebieten mit ausgeprägten Trockenzeiten die immergrünen Bäume „Blätter, welche in manchen Fällen derart verkieseln, daß sie blechartige Konsistenz annehmen und im Winde metallisch rasseln (z. B. die Proteacee *Rhopala complicata*, ein Charakterbaum der Llanos)" (S. 374). Die Starrheit der Steppengräser ist ebenso bekannt wie der feste Blattbau der „Hartlaubgewächse", die den trockenen Sommer des Etesienklimas überdauern. Schimper verzichtet ausdrücklich auf eine Erklärung der Erscheinung (S. 7). Tschirch und Guttenberg geben zwar zu, daß durch Strebezellen und Strebewände die Biegungsfestigkeit der Blätter erhöht wird; da ihnen aber ein Vorteil erhöhter Biegungsfestigkeit nicht bekannt ist, schreiben beide den Verstrebungen noch eine andere Wirkung zu und sehen darin ihre ökologische Bedeutung.

Nach Tschirch soll durch diese Einrichtung eine Beschädigung des zarteren Gewebes bei Wassermangel insofern vermieden werden, als „Verschiebungen, Verzerrungen und Zerreißungen, wie sie beim Austrocknen sonst sicher eintreten würden, unmöglich ge-

macht werden" (S. 164). Ihm schließt sich Guttenberg an, sagt, es werde ein „Kollabieren des zartwandigen Mesophylls unmöglich" gemacht (S. 419) und führt später aus (S. 423): „Von der mechanischen Funktion der Wände kann man sich leicht dadurch überzeugen, daß man ein Blatt stark austrocknen läßt, Querschnitte herstellt und diese in Luft betrachtet. Man sieht dann, daß die Strebewände unverändert bleiben und die zwischen ihnen leicht bogig eingesenkten Epidermen tragen, zwischen welchen das Mesophyll ausgespannt bleibt." Wir bekommen hier ein sehr anschauliches Bild von der Wirkung der Strebewände beim Welken; aber inwiefern damit ein Vorteil für die Pflanze verbunden ist, leuchtet nicht ein. Hätten wir es nur mit Parenchymzellen zu tun, so könnten sie sich bei Wasserverlust doch offenbar gleichmäßig zusammenziehen, ohne auseinanderzureißen. Zerrungen und Zerreißungen scheinen mir gerade durch die starren Elemente erst ermöglicht, die das zarte Gewebe in einen Rahmen einspannen und damit das gleichmäßige Zusammenziehen verhindern. Wie man aber aus Guttenbergs Versuch sieht, kommt es nicht so leicht so weit.

Guttenberg spricht allerdings vorsichtiger nicht von Zerreißungen, sondern nur von Kollabieren. Ist darunter nur ein Schrumpfeln im Sinne von Steinbrinck (1900, S. 217) zu verstehen, so ist es allerdings möglich, daß dieser Vorgang durch das Einspannen in einen festen Rahmen eine Zeitlang hintangehalten wird, solange nämlich die locker verbundenen Parenchymzellen nicht seitlich auseinanderreißen. Aber es ist meines Wissens kein Fall bekannt, daß für dünnwandige Zellen gerade das Schrumpfeln schädlich wäre. Im Gegenteil legen die Zellen, die einen so großen Wasserverlust ertragen, die wasserspeichernden Zellen, ohne Schaden ihre Wände in Falten. Die Mesenchymzellen des Blattes haben aber vermutlich meist gar nicht so viel Wasser übrig; wenn sie so scharf austrocknen, daß ein Schrumpfeln überhaupt in Frage kommt, so wird ihnen wahrscheinlich der Wasserverlust an sich verhängnisvoll, nicht eine etwa damit verbundene Zerknitterung der Wände. Wesentlicher scheint mir daher die andere Wirkung der Strebezellen und Strebewände, die der Festigung des Blattes gegen Biegungen, die das Auspressen und Wiedereinsaugen von Luft zur Folge hätten. Vermeidung von Luftbewegung innerhalb des Blattes, das dürfte ganz allgemein die Bedeutung der starren Ausbildung der Xerophytenblätter sein.

Abschnitt V.

Untersuchungen über die Tätigkeit des immergrünen mediterranen Blattes während der trockenen Jahreszeit.

Tschirch hatte festgestellt, daß Schutzeinrichtungen an den Spaltöffnungen im allgemeinen um so besser ausgebildet sind, je mehr es in den einzelnen Vegetationsgebieten an Wasser mangelt. Aber bei einem Teil dieser Gebiete herrscht Trockenheit nur zu einer gewissen Jahreszeit, und wenn auch die Blätter bestimmter Pflanzen diese Zeit überdauern, so sind damit die Bedingungen noch nicht gegeben für die geschilderte Wirkungsweise der Windschutzvorrichtungen an den Spaltöffnungen. Der Vorteil, den wir der Einrichtung zuschreiben, kann sich für die Pflanze nur dann ergeben, wenn sie während dieser Trockenzeit die Spalten offen hat und assimiliert. Andere Schutzmittel gegen Austrocknung, wie starke Kutikularisierung oder Wasserspeicherung, werden ebenso bei geschlossenen Spalten zur Geltung kommen, ein Mittel, das die Kohlensäureaufnahme unter verhältnismäßig geringem Wasserverlust erlaubt, eben nur dann, wenn wirklich Kohlensäure gebraucht wird.

Nun stammt aber eine große Zahl, ja wohl die Mehrzahl aller Beispiele, für ausgeprägte Windschutzeinrichtungen aus Gebieten, die nur zeitweilig trocken sind. Ist für diese Pflanzen durchweg die Trockenzeit eine Periode völliger Ruhe, so kann die Verbreitung der Windschutzvorrichtungen in all diesen Fällen durch die angegebene Wirkungsweise nicht erklärt werden, und damit wäre die aufgefundene Bedeutung überhaupt in Frage gestellt. Unsere Erklärung steht und fällt mit dem Nachweis, daß jene Pflanzen wenigstens während eines Teils der trockenen Jahreszeit ihre Spalten offen halten und assimilieren.

Sehen wir uns nach diesbezüglichen Angaben in der Literatur um, so finden wir wenig Günstiges. Nach Grisebach (1872, S. 285) beruht es eben auf dem völligen Abschluß gegen außen bei Einstellung jeder Ernährungstätigkeit, daß das immergrüne Blatt unter der Dürre nicht leidet. Er stellt die Lebenstätigkeit der mediterranen immergrünen Pflanzen parallel mit der der Sykomoren des Sudans, die in der trockenen Jahreszeit ihr Laub abwerfen. Es ist das um so naheliegender, als es auch im Mittelmeergebiet Holzgewächse gibt, die im Sommer ihre Blätter verlieren, um beim

Eintritt der Herbstregen von neuem zu treiben, wie *Euphorbia dendroides*. Der Unterschied gegenüber den Immergrünen bestände dann nur darin, daß sie der Vertrocknung durch Abwurf des Laubes entgehen, jene aber durch Schutzvorrichtungen an den Blättern, wodurch Zeit und Material zum Wiederaufbau der Blätter gespart wird.

Schimper allerdings spricht (1898, S. 545) nur von kurzen Perioden des Stillstands, die durch die sommerliche Trockenheit bedingt seien, und betont ausdrücklich die Notwendigkeit, die Ergiebigkeit der Assimilation zu verschiedenen Jahreszeiten am natürlichen Standort durch Versuche festzustellen. Damit hat er auf den einzigen Weg hingewiesen, der uns in dieser Frage zur Gewißheit führen kann, der aber leider kaum einmal beschritten worden ist.

Wohl die einzigen planmäßigen Untersuchungen in dieser Richtung stammen von Guttenberg (1907). Er untersuchte sowohl Transpiration wie Assimilation des immergrünen Laubblattes der Mediterranflora zu verschiedenen Jahreszeiten. Die Transpirationsmessungen freilich sind für unsere Zwecke wohl belanglos, weil sie keine Rückschlüsse auf die Tätigkeit der Spaltöffnungen am natürlichen Standort zulassen; denn die Messungen erfolgten durch Wägung beblätterter Sprosse, die abgeschnitten und in Wasser gestellt und so den Bedingungen der Jahreszeit ausgesetzt waren. Daß diese genügend mit Wasser versorgten Zweige in der heißen, trockenen Luft des Sommers im Durchschnitt 2,4mal mehr Wasser verloren als im Winter (s. dort Tabelle S. 398), ist nicht gerade verwunderlich und sagt nichts aus über die Transpiration unter natürlichen Verhältnissen, wo Wasser teilweise nur spärlich zur Verfügung steht. Tatsächlich findet auch Guttenberg selbst viel geringere Transpirationszahlen an Zweigen, die frei an der Luft lagen. — So sind alle Versuche für uns unbrauchbar, die die Transpiration an abgeschnittenen Zweigen messen, namentlich auch die von Bergen (1904) in Neapel angestellten.

Die relative Größe der Assimilation sucht Guttenberg dadurch zu bestimmen, daß er die tagsüber in den Blättern sich anhäufenden Stärkemengen feststellt, und findet nun im Frühjahr große Mengen von Assimilationsstärke in allen Blättern, im Sommer dagegen entweder gar keine Vermehrung im Laufe des Tages, wie bei *Olea europaea*, *Laurus nobilis* u. a., oder doch nur eine ganz geringe Zunahme. Es besteht nun natürlich dennoch die Möglich-

keit, daß im Sommer ebenso große Mengen von Kohlehydraten wie im Frühjahr gebildet werden. Sie brauchen ja deshalb noch nicht in Form von Stärke aufgespeichert zu werden. Guttenberg sieht jedoch (S. 415) den Grund für das Fehlen der Stärkebildung in einem Verschluß der Spaltöffnungen, der im Sommer eintreten soll. Die Möglichkeit, daß die im Blatt gebildeten Kohlehydrate rasch abgeführt werden, erkennt er wohl an, führt aber die Abfuhr der Kohlehydrate als eine konstante Größe in seine Rechnung ein: sie soll genügen, um die im Sommer etwa gebildeten Mengen von Assimilaten aus dem Blatt zu entfernen, während sie im Frühjahr der Stärkebildung längst nicht gewachsen ist. Der Verschluß der Spalten aber, der die Assimilation hemmen soll, wurde von Guttenberg nicht beobachtet, sondern nur erschlossen, da nach Leitgeb und Aloi bei Trockenheit die Spaltöffnungen sich unter allen Umständen schließen sollen und nach Sachs bei geschlossenen Spalten die Assimilation unterbleibt. Zur Entscheidung der Frage war es notwendig, den Öffnungszustand der Spalten am natürlichen Standort direkt zu untersuchen.

Mit dem Nachweis, daß die Spalten geöffnet sind, ist aber der Nachweis der Assimilationstätigkeit noch nicht erbracht. Nach Guttenberg (S. 417) müssen an den Zweigen, die in Wasser gestellt waren, die Spalten geöffnet gewesen sein, und doch gelang es nur bei den Cistrosen nun auch Stärkespeicherung festzustellen; bei den Hartlaubgewächsen wurde durch die künstliche Wasserzufuhr zwar die Öffnung der Spalten, nicht aber die Bildung der Stärke bewirkt. Guttenberg hielt es daher für wahrscheinlich, „daß es sich bei der Sommerruhe dieser Pflanzen um einen stationären Zustand handelt, welcher durch die im Experimente vorgenommene Art der Wasserzufuhr allein nicht aufgehoben werden kann“ (S. 415). Dann wäre also die mangelnde Stärkebildung im Sommer nicht, wie Guttenberg weiter oben angibt, auf den Spaltenschluß zurückzuführen, sondern auf das Unvermögen der Pflanze, selbst bei genügendem Kohlensäurezutritt zu assimilieren. Wenn ein solcher stationärer Zustand auch recht unwahrscheinlich erschien, so mußte doch auch diese Frage durch den Versuch entschieden werden.

Guttenberg hat sich einst weitere, gasanalytische Untersuchungen über die Assimilationstätigkeit dieser Pflanzen vorbehalten (1907, S. 415). Doch hielt ich mich nach so langer Zeit für berechtigt, solche Untersuchungen anzustellen, zumal da meine

Methode eine etwas andere ist: eine gasanalytische Untersuchung der das Blatt umspülenden Luft am Standort unter einigermaßen natürlichen Verhältnissen schien mir sehr schwer durchführbar. Von einem Blatt, das innerhalb eines abgeschlossenen Raumes veränderten Wärme- und Feuchtigkeitsverhältnissen ausgesetzt ist, kann man kein normales Verhalten mehr erwarten. Dagegen war es verhältnismäßig einfach, mit Hilfe der unten beschriebenen Methoden die beiden Fragen getrennt zu entscheiden, ob die Spalten unter natürlichen Verhältnissen geöffnet sind und ob das Blatt bei Kohlensäurezutritt assimiliert.

Als Objekt meiner Untersuchungen wählte ich wie Guttenberg die immergrünen Pflanzen des Mittelmeergebiets. Sie zeigen in ihrer Mehrzahl trotz der verschiedenen systematischen Stellung eine solch überraschende Übereinstimmung im Bau (s. Grisebach, 1872, S. 294) und haben dabei ein so bestimmt umrissenes Verbreitungsgebiet, daß man sicher sein kann, hier Anpassungen an ein Klima mit mildem, feuchtem Winter und trockenem Sommer vor sich zu haben. Ich hatte im botanischen Garten zu Erlangen noch Ende Juli 1922 an allen immergrünen mediterranen Pflanzen Öffnung der Spalten und an einer Reihe davon *(Olea, Myrtus, Ceratonia, Pistacia)* auch große Stärkeanhäufung festgestellt. Schon diese Ergebnisse machten einen stationären Ruhezustand an anderem Standort unwahrscheinlich. Ich will sie nicht im einzelnen mitteilen; denn eine Entscheidung können doch nur die Versuche am natürlichen Standort bringen.

Mit Hilfe der Unterstützung durch die Notgemeinschaft der deutschen Wissenschaft war es mir möglich, solche Untersuchungen in der Umgebung von Neapel anzustellen. Freilich konnte ich nicht daran denken, die Ziele zu verfolgen, die einst Schimper vorgeschwebt hatten: „die Ergiebigkeit der Assimilation bei den Sklerophyllen während der verschiedenen Jahreszeiten und bei möglichst verschiedener Witterung, natürlich nur an natürlichen Standorten, zu untersuchen, und festzustellen, ob die niedrigen Temperaturen des Winters oder die Trockenheit des Sommers ihr mehr entgegenwirken“ (1898, S. 545). Bei dem kurzen einmaligen Aufenthalt, der mir ermöglicht war, mußte ich mich auf die Frage beschränken, ob die immergrünen mediterranen Gewächse überhaupt während der Trockenheit wesentlich assimilieren. Aber schon die Entscheidung dieser Frage scheint mir ausschlaggebend für das Verständnis des Blattbaues und nicht unwichtig für das Verständ-

nis der Verbreitung dieser Immergrünen, und damit ein kleiner Beitrag zu einer vergleichenden Physiologie auf geographischer Grundlage, deren Aufgaben und Ziele uns Fitting neuerdings vorgezeichnet hat.

1. Der Öffnungszustand der Spalten am natürlichen Standort.

a) Methode.

Die gegebene Methode für die Untersuchung des Spaltöffnungszustandes war die von Molisch (1912) zuerst beschriebene, inzwischen auch von E. Stein (1913), Linsbauer (1917) und anderen benutzte und teilweise verbesserte Infiltrationsmethode. Über deren Wert und Anwendbarkeit ist von den genannten Autoren das Wesentliche gesagt, und ich kann dem nur weniges aus meinen Erfahrungen hinzufügen. Die Methode beruht ja darauf, daß die Interzellularräume eines Blattes durch bestimmte Flüssigkeiten verschieden stark infiltriert werden, je nach der augenblicklichen Weite der Spaltöffnungen. Die infiltrierten Stellen heben sich schon makroskopisch bei Aufsicht dunkel und bei durchfallendem Licht hell gegen die anderen Blatteile ab. Durch die starke Kutikularisierung und die häufig vorkommende dichte Behaarung der mediterranen immergrünen Blätter ist die Beobachtung zwar erschwert; doch fand schon Burgerstein (1920), daß die Methode auch bei dichtbehaarten Blättern verwendbar ist, und in der Tat kam ich fast bei allen untersuchten Pflanzen damit zum Ziel, wenn ich ein paar einfache Kunstgriffe zu Hilfe nahm.

Bei manchen Blättern nämlich, so bei *Quercus ilex,* wird zunächst das Haarkleid der Unterseite infiltriert, und es erscheint schon dadurch bei Durchsicht ein heller Fleck. Wenn die Infiltration von hier aus allmählich in das Blattinnere eindringt, wird der Fleck noch heller, was aber ohne weiteres kaum festgestellt werden kann. Bringt man aber einen neuen Tropfen der Flüssigkeit auf die Fläche, so daß die Infiltration des Haarkleides vergrößert wird, so sieht man innerhalb des großen Flecks jenen Bezirk scharf sich abheben, wo das Blatt selbst infiltriert ist. In allen diesen Fällen aber und überhaupt da, wo die Feststellung schwieriger war, wurde zur Kontrolle die Epidermis an einer Stelle verletzt, sei es durch Einritzen mit einer Nadel oder noch einfacher durch Knicken des steifen Blattes. Bei Benetzung trat an diesen Stellen immer deutliche Infiltration ein, und Infiltrierbarkeit des

Blattes nahm ich immer nur dann für erwiesen an, wenn an anderen Stellen bei durchfallendem Licht derselbe Grad von Helligkeit beobachtet werden konnte. Namentlich ein negativer Befund läßt sich bei vielen Blättern mit Sicherheit nur dann aussprechen, wenn man infiltrierte Stellen daneben hält. — Manchmal läßt sich das Fehlen der Infiltration auch recht elegant dadurch nachweisen, daß man das seit einiger Zeit benetzte Blatt leicht biegt *(Smilax)* oder etwas in die Länge zieht *(Cistus)*; treten nun plötzlich einzelne helle Punkte auf, so darf man sicher sein, daß erst durch diese Behandlung einzelne Spalten gewaltsam geöffnet wurden und vorher keine Infiltration stattgefunden hatte.

Daß die Stärke der Infiltration kein absolutes Maß für die Weite der Spaltöffnung abgeben kann, hat E. Stein näher ausgeführt. Die Infiltration ist noch von ganz anderen Faktoren abhängig. Besonders deutlich zeigt sich das daran, daß im allgemeinen bei den Blättern, die Spaltöffnungen nur auf einer Seite haben, also auch bei der Mehrzahl unserer Holzgewächse, die Infiltrationsflüssigkeit zunächst oder überhaupt nur an den Rändern der benetzten Stelle eindringt, ohne Zweifel, weil hier die Luft aus den Interzellularen seitlich entweichen kann, während an der benetzten Stelle die Spalten durch die Flüssigkeit verstopft sind. Man darf also niemals die Infiltration verschiedener Pflanzen miteinander vergleichen; wohl aber beweist an einer und derselben Art jede Verschiedenheit der Infiltrierbarkeit auch einen entsprechenden Unterschied in der Öffnungsweite der Spalten wenigstens da, wo der Blattbau als konstant betrachtet werden kann. Ich habe es sogar vorteilhaft gefunden, nicht bloß die Stärke, sondern auch die Geschwindigkeit der Infiltration jedesmal festzustellen. Auch diese Unterschiede müssen ja in der verschiedenen Weite der Spaltöffnungen ihren Grund haben. Dagegen schien mir die Anwendung von zweierlei Infiltrationsflüssigkeiten, absolutem Alkohol und Xylol, zu genügen.

Das Eingehen auf kleine Unterschiede hat den Nachteil, daß man auch an gleich exponierten Blättern einer und derselben Pflanze verschiedene Werte erhalten kann. Es mußten deshalb in jedem einzelnen Fall mehrere Beobachtungen, oft bis zu 20 und 30, gemacht werden, und nur die am häufigsten beobachteten Werte wurden endgültig registriert.

Auf diese Weise gibt die Methode recht guten Aufschluß, zwar nicht über die absolute Größe, wohl aber über Unterschiede

in der Weite der Öffnung der Spalten. An sich wären wir beim Eindringen von Xylol ins Blatt noch nicht berechtigt, auf offene Spalten zu schließen; es könnte ja auch durch eine gewisse Zerstörung des Epidermisgewebes ins Innere gelangt sein. Aber wenn an derselben Pflanze das eine Mal Infiltration eintritt, das andere Mal nicht oder in geringerem Maße, so kann nur die veränderte Spaltenweite daran schuld sein. Denn es kommen innerhalb so kurzer Zeitabschnitte sonst keine Veränderungen im Gewebe vor, die auf die Infiltrierbarkeit wesentlichen Einfluß haben könnten. Es ist deshalb von Wichtigkeit festzustellen, daß die Blätter, deren Infiltrierbarkeit wir beobachten, unter anderen Umständen sich nicht infiltrieren lassen.

In der Bezeichnung schließe ich mich Linsbauer an und unterscheide bei der Infiltration von Alkohol (A) wie von Xylol (X) jedesmal drei Stufen, A_3, A_2, A_1 und X_3, X_2, X_1. Stufe 3 bedeutet völlige Infiltration oder, falls die Flüssigkeit nur am Rand der benetzten Stelle eintritt, Infiltration eines zusammenhängenden Bandes. Durch die Buchstaben α, β und γ hinter den Zahlen ist die Geschwindigkeit der Infiltration angegeben, und zwar bedeutet α sofortige Infiltration (nach spätestens 1 Sekunde), β ungefähr in 1—5, γ in 5—10 Sekunden; spätere Infiltration wurde nicht berücksichtigt. Es bedeutet also beispielsweise $A_0\ X_{1\alpha\ 3\gamma}$: mit Alkohol keine Infiltration, mit Xylol sofortige Infiltration an einzelnen Punkten, nach einigen Sekunden dann völlige Infiltration. Mehrere Zahlen oder mehrere Buchstaben hintereinander bedeuten, daß mehrere Werte ungefähr gleich häufig beobachtet wurden.

Bei allen Beobachtungen wurde von Zeit zu Zeit Temperatur und Luftfeuchtigkeit mit einem Schleuderthermometer bestimmt[1]). Die Berechnung erfolgte nach den Tschirchschen Tabellen. Es wurde überall das Sättigungsdefizit angegeben, weil von ihm und nicht von der relativen Luftfeuchtigkeit die Verdunstung direkt abhängig ist.

b) Beobachtungen.

Die Beobachtungen wurden im August und September in der Umgebung von Neapel gemacht an Stellen, wo die immergrünen

1) Durch diese Angaben sind die Versuchsbedingungen nur ungefähr angedeutet, die in Wirklichkeit ständig wechselten: ein einziger Windstoß konnte am sonnenbeschienenen Hang die Temperatur um mehrere Grade, das Sättigungsdefizit um mehrere Millimeter herabsetzen.

Sträucher um diese Jahreszeit allein noch mitsamt den Blättern ausdauerten oder doch durchaus vorherrschten. Es waren im wesentlichen drei Standorte: bei Camaldoli di Napoli der nach Westen gerichtete Steilabsturz aus vulkanischen Tuffen, bei Pozzuoli die Abhänge der Solfatara aus demselben Gestein und bei Positano am Südufer der Halbinsel von Sorrent eine nach Süden sehende Stelle der aus Kalkstein bestehenden felsigen Abhänge, die unmittelbar aus dem Meer aufsteigen. Eine Reihe von Beobachtungen wurde auch im botanischen Garten von Neapel gemacht. Sie können den am natürlichen Standort ausgeführten insofern an die Seite gestellt werden, als auch hier den Pflanzen wegen großen Wassermangels künstliche Wasserzufuhr während des ganzen Sommers nicht geboten werden konnte, und auch Temperatur und Luftfeuchtigkeit, nach meinen Messungen zu schließen, sicher nicht wesentlich verschieden waren.

Der Zeitpunkt war, wenigstens für den ersten Teil der Beobachtungen, denkbar günstig. Es war seit Mai keinerlei Regen mehr gefallen, und wenn nun am Ende dieses besonders trockenen Sommers die Spalten sich noch öffneten, so mußte das in anderen Jahren und im Frühsommer erst recht der Fall sein. Leider setzten aber schon am 2. September, früher als erwartet, die ersten ausgiebigen Herbstregen ein, so daß die späteren Beobachtungen für unsere Frage direkt nicht mehr in Betracht kommen. In der ersten Tabelle sind jedoch Beobachtungen vom September auch mit aufgenommen, da sie in anderer Hinsicht nicht unwichtig sind.

Da es uns hauptsächlich darauf ankommt, Unterschiede in der Öffnungsweite der Spalten festzustellen, sind die Fälle am wertvollsten, wo verschiedene Öffnungsweiten gleichzeitig an derselben Pflanze beobachtet und miteinander verglichen werden können. Die Erfahrung hat gezeigt, daß dies beim Vergleich von hell belichteten und beschatteten Blättern gut möglich ist. Solche Beobachtungen sind in Tabelle I zusammengestellt[1]). Es wurde natürlich darauf geachtet, daß nach Möglichkeit gleichartige Blätter miteinander verglichen wurden. Unter der Rubrik „Schatten" sind also nicht Beobachtungen an Schattenblättern verzeichnet, sondern Beobachtungen an Blättern, die zurzeit gerade beschattet waren. Die an direkt besonnten Blättern gewonnenen Werte sind besonders hervorgehoben ($^{\times}$).

1) Die Zeitangaben beziehen sich in sämtlichen Tabellen auf die Zeit zwischen 7^h morgens und 7^h abends.

Tabelle I.

Pflanze	Tag	Ort	Stunde	Temperatur Grad	Sättigungsdefizit mm	Schatten	Licht
Quercus ilex . . .	25./8.	Camaldoli	11^{30}	23	9	$A_0\ X_{2-3}$	$\times A_0\ X_3$
	27./8.	„	5^h	26	9	$A_0\ X_0$	$A_0\ X_{3\beta}$
	29./8.	Botan. Garten	9^{30}	28	12	$A_0\ X_0$	$\times A_0\ X_{3\alpha}$
	„	„	2^h	30	13	$A_0\ X_0$	$\times A_0\ X_{3\alpha}$
Cistus salvifolius .	29./8.	Botan. Garten	9^{30}	28	12	$A_0\ X_0$	$\times A_0\ X_3$
	„	„	2^h	30	13	$A_0\ X_0$	$\times A_0\ X_3$
Ruscus aculeatus .	25./8.	Camaldoli	12^h	23	9	$A_0\ X_0$	$\times A_0\ X_{1-2}$
Viburnum tinus . .	28./8.	Botan. Garten	3^{30}	29	13	$A_0\ X_0$	$\times A_1\ X_3$
	29./8.	„	9^{30}	28	12		$\times A_1\ X_{2\alpha\,3\beta}$
	„	„	2^h	30	13	$A_0\ X_{3\gamma}$	
	„	„	5^{20}	26	8	$A_0\ X_0$	
Nerium oleander .	28./8.	Botan. Garten	3^{30}	29	13	$A_0\ X_0$	$\times A_{1-2}\ X_3$
	29./8.	„	9^{30}	28	12	$A_0\ X_0$	$\times A_{2\alpha}\ X_{3\alpha}$
	„	„	2^h	30	13	$A_0\ X_0$	$\times A_{2\alpha}\ X_{3\alpha}$
	„	„	5^{20}	26	8	$A_0\ X_0$	Sonne weg
Phillyrea spec. . .	29./8.	Botan. Garten	9^{30}	28	12	$A_0\ X_0$	$\times A_1\ X_3$ und $\times A_2\ X_3$ [1]
	„	„	2^h	30	13	$A_0\ X_0$ und $A_0\ X_3$ [1]	
	„	„	5^{20}	26	8	$A_0\ X_0$	$A_0\ X_0$
Olea europaea . .	28./8.	Botan. Garten	3^{30}	29	13	$A_0\ X_0$	$A_{2-3}\ X_3$
Quercus ilex . . .	14./9.	Positano	8^{40}	?	?	$A_0\ X_3$	$A_0\ X_3$
Cistus salvifolius .	17./9.	Camaldoli	7^{45}	16	3	$A_{2-3\alpha}\ X_{3\alpha}$	$A_{2-3\alpha}\ X_{3\alpha}$
	„	„	10^{30}	24	9	$A_0\ X_{3\alpha}$	$A_{1-2\alpha}\ X_{3\alpha}$
Smilax aspera . .	17./9.	Camaldoli	7^{45}	16	3	$A_0\ X_0$	$A_0\ X_{1\alpha-\gamma}$
Arbutus unedo . .	12./9.	Positano	9^h	21	7	$A_0\ X_{2\alpha\,3\beta}$	$\times A_0\ X_{2\alpha\,3\beta}$
	14./9.	„	12^h	27	9	$A_1\ X_{2-3\alpha}$	$\times A_1\ X_{2-3\alpha}$
Myrtus communis .	12./9.	Positano	9^h	21	7	$A_0\ X_{1-2\beta}$	$\times A_0\ X_{2\alpha\,\beta}$
	14./9.	„	8^{40}	?	?	$A_0\ X_{1\gamma}$	$\times A_{1\beta}\ X_{1\alpha\,3\beta}$
	17./9.	Camaldoli	7^{45}	16	3	$A_{1\beta\,2-3\gamma}\ X_{3\alpha}$	$\times A_{1\alpha\,2-3\gamma}\ X_{3\alpha}$
	„	„	10^{30}	24	9	$A_{0-1\beta}\ X_{3\beta}$	$A_{0-1\beta}\ X_{3\alpha}$
Pistacia lentiscus .	12./9.	Positano	9^h	21	7	$A_0\ X_3$	$\times A_2\ X_3$
	14./9.	„	8^{40}	?	?	$A_0\ X_{0-1\alpha}$	$\times A_{0-1}\ X_{1\alpha-3\gamma}$
	„	„	12^h	27	9	$A_{2-3\alpha}\ X_{3\alpha}$	$\times A_{2-3\alpha}\ X_{3\alpha}$
Ceratonia siliqua .	12./9.	Positano	9^h	21	7	$A_{2-3}\ X_{2-3}$	$\times A_{1-2}\ X_2$
	14./9.	„	9^h	?	?		$\times A_{2\alpha}\ X_{2-3\alpha}$
	„	„	9^h	?	?		$\times A_{2\alpha}\ X_{2-3\alpha}$

1) Oberste Zweige des Busches.

Betrachten wir zunächst kurz den Einfluß der Beleuchtung auf den Öffnungszustand der Spalten: die weitesten Öffnungen finden wir immer an den am hellsten beleuchteten Blättern. Die einzige Ausnahme von dieses Gesetzmäßigkeit macht *Ceratonia* am 12. September. Hier wurde in der Sonne eine geringere Öffnungsweite beobachtet. Wie ich aber nachträglich aus meinen Protokollen entnehmen kann, waren am 14. September um dieselbe Tageszeit die Spalten der besonnten Blätter, die hier leider allein beobachtet wurden, durchweg weiter geöffnet. Demnach dürfte die Beobachtung am 9. September wohl auf einem Irrtum beruhen. Einigemal verhielten sich hell belichtete und beschattete Blätter gleich, was zum Teil vielleicht der Ungenauigkeit der Methode, zum Teil aber auch dem Umstand zuzuschreiben ist, daß schon im Schatten die größte mögliche Öffnungsweite erreicht war.

Diese Gesetzmäßigkeit ist übrigens nicht auf die mediterranen immergrünen Blätter beschränkt. Molisch (1912, S. 116) beobachtete denselben Unterschied bei besonnten und beschatteten Blättern von *Sambucus nigra*, *Viburnum opulus*, *Ribes rubrum*, *Rosa spec.*, *Cornus spec.* und *Betula alba*, ich selbst im Juli und August 1922 bei *Ulmus campestris*, *Crataegus oxyacantha*, *Chaemomeles japonica*, *Vicia Faba*, *Ervum sativum*, *Phaseolus vulgaris* und *Hemerocallis fulva*, niemals aber das entgegengesetzte Verhalten. Im Gegensatz dazu gibt Linsbauer (1916, S. 114 ff.) für gewisse Pflanzen an, daß sie ihre Spalten unter natürlichen Verhältnissen beim Überschreiten einer optimalen Lichtintensität wieder schließen. Er vergleicht aber dabei Beobachtungen, die an verschiedenen Pflanzen und zu verschiedenen Tageszeiten gemacht sind, und es bleibt höchst zweifelhaft, ob der Spaltenschluß gerade auf die Wirkung der Belichtung zurückzuführen ist. Wenn man schon dieser physiologischen Frage durch Untersuchung am natürlichen Standort näher kommen will, so kann das nur geschehen durch Beobachtung verschieden belichteter Blätter derselben Pflanze, und diese ergibt für unsere mediterranen Blätter eine Öffnung selbst bei direkter Besonnung in der klaren Luft des mediterranen Sommers.

Bei der verhältnismäßig lichten Belaubung und dem exponierten Standort der Macchienpflanzen ist die Besonnung sehr ausgiebig, so daß es mir manchmal schwer fiel, an einer Pflanze Blätter zu finden, die sicher nicht nur vorübergehend im Schatten waren. Es besaß somit ein wesentlicher Teil der Blätter geöffnete Spalten, und dies ist die Tatsache, die uns hier wichtiger ist als die Fest-

stellung, daß die Öffnung gerade an den hell beleuchteten Blättern eingetreten war. Dabei ist zu beachten, daß die meisten Beobachtungen sich um die Mittagszeit gruppieren, wo nach bekannten Erfahrungen am ehesten Verschluß zu erwarten wäre.

Da die angeführten Beobachtungen aber nur zum Teil (August) in die trockene Jahreszeit fallen, lasse ich als weiteren Beleg in Tabelle II alle weiteren Beobachtungen folgen, die im August am natürlichen Standort an besonnten Blättern gemacht wurden, bei denen aber Parallelbeobachtungen an beschatteten Blättern fehlen.

Tabelle II.

Tag	Ort	Pflanze	Stunde	Temperatur Grad	Sättigungsdefizit mm	Licht
25./8.	Camaldoli	*Quercus ilex*	3^{45}	—	—	$A_0\ X_3\gamma$
		Cistus salvifolius	3^{45}	—	—	$A_0\ X_3\gamma$
		Smilax aspera	2^h	25	9	$A_0\ X_1$
27./8.	Camaldoli	*Quercus ilex*	12^h	29	13	$A_0\ X_3\gamma$
			1^{20}	30	14	$A_0\ X_3\gamma$
			2^{45}	33	18	$A_0\ X_3\gamma$
			3^{30}	—	—	$A_0\ X_3\beta\gamma$
			6^{40}	23	5	$A_0\ X_0$
		anderer Busch	3^{30}	—	—	$A_0\ X_0$
		Cistus salvifolius	12^h	29	13	$A_0\ X_3\beta$
			1^{20}	30	14	$A_0\ X_3\gamma$
			3^{30}	—	—	$A_0\ X_0$
			5^h	—	—	$A_0\ X_2$
			6^{40}	23	5	$A_0\ X_0$
		Smilax aspera	12^h	29	13	$A_0\ X_{0-1}$
			6^{40}	23	5	$A_0\ X_1$
			4 mal zwischen 12^h und 6^{40}			$A_0\ X_0$
		Myrtus	12^h	29	13	$A_0\ X_0$
			6^{40}	23	5	$A_0\ X_0$
30./8.	Pozzuoli, Osthang	*Quercus ilex*	4^h	26	5	$A_0\ X_0$
		Cistus salvifolius	4^h	26	5	$A_1\ X_3$
		Smilax aspera	4^h	26	5	$A_0\ X_0$
		Myrtus communis	4^h	26	5	$A_0\ X_1\alpha\ 3\gamma$
		Arbutus unedo	4^h	26	5	$A_0\ X_1$
	Südhang	*Smilax aspera*	5^h	25	4	$A_0\ X_2\alpha\ 3\beta$

Auch hier sehen wir fast überall Öffnung der Spalten. Wo sie fehlt, da ist entweder die Sonne schon untergegangen, oder es

beruht nur auf individueller Verschiedenheit: am 27./8. 3^{30} steht neben dem Steineichenbusch mit geöffneten Spalten ein anderer mit geschlossenen. Die am 27./8. bei Camaldoli beobachtete *Myrtus*-Pflanze hatte den ganzen Nachmittag geschlossene Spalten, die bei Pozzuoli untersuchte offene, obwohl am 30./8. ungefähr dieselben äußeren Bedingungen herrschten wie 3 Tage vorher (am 30./8. 2^h: 28^0 Wärme und 8 mm Sättigungsdefizit). Weitere Beispiele von großen individuellen Verschiedenheiten bei Pflanzen, die unmittelbar nebeneinander standen, zeigt Tabelle III.

Tabelle III.

Tag	Ort	Stunde	Pflanze	Befund (Sonne)
28./8.	Botan. Garten	3^{30}	*Quercus ilex*, Busch I	×Ao Xo
			Busch II	×Ao X3γ
			Baum I u. II	×Ao X3α
29./8.	Botan. Garten	9^{30} (ebenso 2^h)	*Quercus ilex*, Busch	×Ao Xo
			Baum	×Ao X3α

Ähnliche Erfahrungen machte ich auch mit *Smilax*, *Myrtus* u. a. bei den späteren Beobachtungen von Positano. Dagegen üben die Unterschiede von Temperatur und Luftfeuchtigkeit keinen merklichen Einfluß aus. Es können daher auch unmöglich die geringen Unterschiede in der Atmosphäre die Ursache sein für das verschiedene Verhalten der einzelnen Individuen. Der Grund dafür kann, wenn wir nicht jedesmal ererbte individuelle Unterschiede annehmen wollen, nur in den Verhältnissen des Bodens liegen, und zwar auch nur in dem verschiedenen Wassergehalt des von den Wurzeln der einzelnen Pflanzen ausnützbaren Substrats; denn wesentliche chemische Unterschiede sind wenigstens auf den Tuffböden nicht anzunehmen. Wir dürfen uns also vorstellen, daß einzelne Pflanzen ihre Spaltöffnungen am Ende des Sommers mindestens den größten Teil des Tages geschlossen halten, weil ihnen sehr wenig Wasser zur Verfügung steht, während die große Mehrzahl ihre Spalten noch ohne Schaden öffnet. Nun muß aber der Wassergehalt des Bodens, der durch die Frühjahrsregen gut durchfeuchtet ist, im Verlauf des Sommers immer mehr abnehmen, die Wasserversorgung ist nie so ungünstig wie in den Augusttagen, wo diese Untersuchungen stattfanden, und wenn wir hier meist offene Spalten antrafen, so dürfen wir sicher sein, daß sie während des

ganzen Sommers sich öffneten, obwohl im Juli und Anfang August Temperatur und Sättigungsdefizit der Luft zu gewissen Tageszeiten sicher noch etwas höher anstiegen.

Es wäre nun sehr wertvoll zu wissen, wie weit die Öffnung der Spalten im Sommer hinter der zur anderen Jahreszeit an Größe etwa zurücksteht. Meine Absicht, vor und nach dem Eintritt der Herbstregen Beobachtungen über den Verlauf der Spaltenbewegungen während des ganzen Tages anzustellen, ließ sich leider nicht mehr verwirklichen. Vor allem bedauere ich, daß es nicht mehr möglich war, vor Beginn des Regens festzustellen, ob nicht einzelne Pflanzen in den frühen Morgenstunden noch größere Öffnungsweiten der Spalten zeigten. Wir können aber doch eine Anzahl von Beobachtungen, die vor und nach Eintritt des Regens zur selben Tageszeit ausgeführt wurden, nebeneinanderstellen. Die ersten sehr anhaltenden Regenfälle begannen am Abend des 2. September und wiederholten sich öfters in den folgenden Wochen. Am 11. September strömte der Regen an der Südseite der Halbinsel von Sorrent den ganzen Tag fast ununterbrochen. Der Boden war also jedenfalls in den folgenden Tagen bis zu einiger Tiefe gut durchfeuchtet. Es sind nun in Tabelle IV alle Beobachtungen aufgenommen, die vor und nach dieser Regenperiode an denselben Pflanzenarten zu derselben Tageszeit bei optimaler Beleuchtung ausgeführt wurden. Am Schluß der Tabelle sind auch einige zu verschiedenen Tageszeiten gemachte Beobachtungen nebeneinander gestellt, weil es an besser vergleichbaren Werten für diese Pflanzen fehlt.

Aus der Tabelle geht soviel hervor, daß die Öffnungsweite der Spalten zwar im Herbst meist etwas höhere Werte erreicht als im Sommer, daß aber die Unterschiede nicht durchgehend und nicht sehr bedeutend sind. Ich habe auch in diese Tabelle Angaben über Temperatur und Luftfeuchtigkeit mit aufgenommen, ohne natürlich sagen zu wollen, daß die Unterschiede zwischen Sommer- und Herbstwerten darauf zurückzuführen wären. Diese Unterschiede werden vielmehr nach dem oben Gesagten vom Wassergehalt des Bodens bedingt sein.

Tabelle IV.

Pflanze	Sommer						Herbst					
	Ort	Tag	Stunde	Temperatur Grad	Sättigungsdefizit	Befund	Ort	Tag	Stunde	Temperatur Grad	Sättigungsdefizit	Befund
Quercus ilex	Camaldoli	25./8.	11^{30}	23	9	$A_0\ X_3$	Camaldoli	17./9.	11 h	24	9	$A_0\ X_3\alpha\beta$
		27./8.	12^h	28	12	$A_0\ X_3\gamma$		17./9.	12 h	25	11	$A_0\ X_3\alpha-\gamma$
							Positano	14./9.	12 h	27	9	$A_0\ X_3$
	Bot. Garten	29./8.	9^{30}	28	12	$A_0\ X_0$ Busch	Positano	12./9.	9 h	21	7	$A_0\ X_3$
						$A_0\ X_3\alpha$ Baum						
Cistus salvifolius	Camaldoli	27./8.	12^h	28	12	$A_0\ X_3\beta$	Camaldoli	17./9.	12 h	25	11	$A_0\ X_3$
							Positano	14./9.	12 h	27	9	$A_{0-2\alpha}\ X_3\alpha$
	Bot. Garten	29./8.	9^{30}	28	12	$A_0\ X_3$	Positano	12./9.	9 h	21	7	$A_0\ X_3\alpha$
								14./9.	8^{40}	—	—	$A_{0-3}X_3$
								17./9.	10^{30}	24	9	$A_{1-2\alpha}\ X_3\alpha$
Smilax aspera	Camaldoli	27./8.	12^h	28	12	$A_0\ X_0$	Camaldoli	17./9.	12 h	25	11	$A_0\ X_0$
	anderer Busch					$A_0\ X_1$	anderer Busch					$A_1\ X_{1\alpha}\ 2\beta$
Myrtus communis	Camaldoli	27./8.	$12-6^h$	28—23	12—5	$A_0\ X_0$	Positano	14./9.	12 h	27	9	$A_1\ X_{2\alpha}\ 3\beta$
	Pozzuoli	30./8.	4^h	26	5	$A_0\ X_{1\alpha}\ 3\gamma$	anderer Busch					$A_0\ X_{2\beta}\ 3\gamma$
Arbutus unedo	Pozzuoli	30./8.	4^h	26	5	$A_0\ X_1$	Positano	12./9.	9 h	21	7	$A_0\ X_{2\alpha}\ 3\beta$
								14./9.	8^{40}	—	—	$A_0\ X_{1\alpha}\ 3\gamma$
									12 h	27	9	$A_1\ X_{2-3\alpha}$
Olea europaea	Bot. Garten	28./8.	3^{30}	29	13	$A_{2-3}\ X_3$	Positano	14./9.	9^0	—	—	$A_{2-3\alpha}\ X_3\alpha$
									12^0	27	9	$A_3\ X_3$

2. Die Verarbeitung der gebotenen Kohlensäure.

a) Methode.

Die Feststellung der Assimilationstätigkeit ist auf zweierlei Weise möglich: man kann die Zunahme der Assimilate in der Pflanze bestimmen oder die Änderung in der Zusammensetzung der umgebenden Luft. Wenn wie in unserem Falle (s. Guttenberg, 1907) die Assimilate nicht in Form von Stärke vorliegen, wird man auf den ersten Weg kaum zum Ziel kommen, ohne die Blätter zum Versuch von der Pflanze abzulösen und damit ganz unnatürliche Verhältnisse zu schaffen. Zuverlässiger ist jedenfalls die Analyse der das Blatt umspülenden Luft. Wenn wir aber, um diese Luft aufzufangen, das Blatt mit einer Kammer umgeben, so können wir das am Standort der Pflanze kaum durchführen, ohne die natürlichen Bedingungen wie Luftfeuchtigkeit und Erwärmung des Battes sehr stark abzuändern, zumal wenn das Verhalten bei direkter Besonnung geprüft werden soll. Dieser Fehler wird weniger ins Gewicht fallen, wenn wir die Beobachtungszeit recht kurz wählen, und um dabei trotzdem große Unterschiede in der Luftzusammensetzung zu erhalten, müssen wir dann das abgegrenzte Volum möglichst klein machen. Nach mehreren Versuchen kam ich schließlich darauf hinaus, die Interzellularen des Blattes selbst als Sammelraum zu benützen und die Interzellularluft zu analysieren. Wenn die Spaltöffnungen des Blattes etwa durch Verstreichen mit Vaselin verstopft werden, so muß das eingeschlossene Gas nach kurzer Zeit eine ganz andere Zusammensetzung haben, je nachdem, ob durch die lebende Substanz nur Sauerstoff veratmet wird oder ob die Assimilation, die Produktion von Sauerstoff, die Atmung übertrifft. Die in den Interzellularen enthaltene Luftmenge ist zwar gering, aber die von Krogh (1922) ausgebaute Methode der Mikrogasanalyse erlaubt uns heute die Analyse so kleiner Gasmengen.

In vielen Fällen wird die Verstopfung der Spaltöffnungen nicht einmal notwendig sein. Es mag ja auch unter normalen Verhältnissen in den Interzellularräumen eines Blattes, das durch die Spalten Sauerstoff aufnimmt, ein geringerer Sauerstoffdruck herrschen als in einem anderen, aus dem der Sauerstoff herausdiffundiert, und ebenso ist es mit der Kohlensäure. Ob diese Unterschiede allerdings groß genug sind, um sich leicht nachweisen zu lassen, wird von der Weite der Spalten abhängen. Die Interzellularluftanalyse,

durchgeführt an Blättern, die man der Pflanze am natürlichen Standort ohne jede Vorbehandlung abnimmt, ist, wo sie zum Ziele führt, ein geradezu idealer Weg zur Feststellung der Assimilationstätigkeit. Aber die Anwendbarkeit im einzelnen Fall kann nur der Versuch zeigen.

Zur Gewinnung der Interzellularluft wurde das Blatt abgeschnitten und in ein Gefäß mit konzentriertem Glyzerin eingetaucht, und dieses dann evakuiert. Dabei entweicht der größte Teil der Interzellularluft in Form von Blasen, die aufgefangen und analysiert werden können.

Ähnliche Analysen der Interzellularluft hat, soweit ich feststellen kann, bisher nur Peyrou (1888) in größerer Anzahl gemacht. Peyrou extrahiert die Interzellularluft bei jeder Untersuchung zweimal, zuerst bei Zimmertemperatur und dann unter Erwärmung auf 50—60°, und analysiert die vereinigten Portionen. Was mit der Extraktion bei höherer Temperatur beabsichtigt ist, ist nicht recht klar. Dadurch wird dem ersten Auszug nur eine Menge Kohlensäure hinzugefügt[1]), die, wie wir durch Willstätter und Stoll (1922, S. 172ff.) genauer wissen, innerhalb der Zelle irgendwie gebunden ist und durch Erwärmung zum Teil frei gemacht werden kann. Peyrou spricht davon, er wolle den gesamten Gasgehalt des Blattes (tout le contenu gazeux) erfassen, aber die gebundene Kohlensäure wird auch bei 60° nicht sämtlich frei. Infolge der Erwärmung ergeben sich nun durchweg viel höhere Kohlensäurewerte als der Interzellularluft zukommen, und da bei dieser Behandlung möglicherweise auch Sauerstoff in bedeutenden Mengen aus dem Gewebe frei gemacht wird, so können alle diese Analysen über die Zusammensetzung der Interzellularluft und die Assimilationstätigkeit des Blattes nichts aussagen.

Devaux (1891) untersuchte die Interzellularluft von Knollen und anderen massiven Geweben nach einer anderen Methode, die auf Blätter nicht anwendbar ist, und konnte dabei an der veränderten Zusammensetzung der Luft die Assimilationstätigkeit nachweisen, wenn die Bedingungen für die Assimilation gegeben waren. Daß der Sauerstoffgehalt trotzdem noch weit hinter dem der Luft zurückbleibt, erklärt sich daraus, daß die untersuchten Objekte im Verhältnis zur atmenden Masse nur sehr wenig Chlorophyll enthielten. Auch in größeren Lufträumen bei Pflanzen, wie Samen-

1) S. a. a. O. S. 15: „les quantités de ces deux gaz (O und N) qui restent après la première extraction sont très faibles“.

kapseln oder den großen Lakunen mancher Wasserpflanzen, wurde bei der Analyse schon verschiedentlich Anreicherung von Sauerstoff durch Assimilation festgestellt (Lit. bei Pfeffer, 1898, S. 187). Doch war die Methode, nach der hier die zu analysierende Luft gewonnen wurde, natürlich eine ganz andere, einfachere.

Nur Aubert (1892, S. 274) macht nach einer Methode ähnlich der unsrigen einige Interzellularluftanalysen an Sukkulenten und findet einen CO_2-Gehalt zwischen 0,2 und 1,5 % und einen O_2-Gehalt zwischen 18 und 27 %. Das sind Werte, wie auch ich sie häufig gefunden habe und deren Abweichungen von der natürlichen Luftzusammensetzung durch Atmungs- und Assimilationstätigkeit zu erklären sind.

Der zur Gewinnung der Interzellularluft zusammengestellte kleine Apparat ist in Fig. 11 abgebildet. Das Glasgefäß *B* ist mit einem übergreifenden Deckel versehen, aus dem oben eine kurze, nach unten abgebogene Röhre herausführt. Das Ganze steht in dem Glasgefäß *A*, das durch den aufgeschliffenen Deckel *C* evakuiert werden kann. Zum Gebrauch wird der ganze Raum des großen Gefäßes bis nahe zum Rand mit konzentriertem Glyzerin angefüllt, das die Luftgase nur sehr langsam absorbiert. Man muß zunächst einmal evakuieren, um die im käuflichen Glyzerin enthaltene Luft zu entfernen. Zur Extraktion wird dann ein Blatt in das Gefäß *B* gebracht, der Deckel darüber geschoben und evakuiert. Das Gas tritt entweder aus der Schnittfläche oder aus den Spaltöffnungen hervor und sammelt sich in der ungebogenen Röhre, wo es mit Hilfe der kleinen Pipette mit zweimal rechtwinklig gebogener Spitze leicht entnommen und in den Kroghschen Apparat gebracht werden kann.

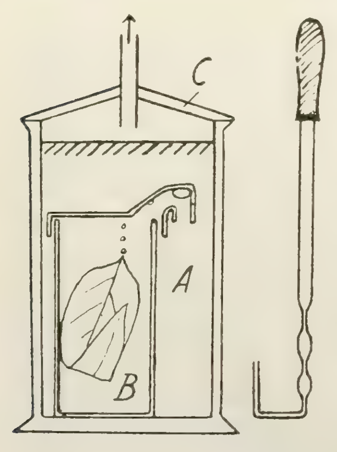


Fig. 11.

Die Verstopfung der Spaltöffnungen geschah mit einem Gemisch von Wachs und Vaselin einer solchen Zusammensetzung, daß es bei der gerade herrschenden Temperatur sich gut über das Blatt verstreichen ließ, ohne doch ins Blatt einzudringen.

Um nun die Assimilationstätigkeit festzustellen, braucht man nur die Interzellularluft belichteter und unbelichteter Blätter mit-

einander zu vergleichen. Wenn in den belichteten Blättern assimiliert wird, muß der Sauerstoffgehalt größer, der Kohlensäuregehalt geringer sein als bei den verdunkelten Blättern. Nachdem die Spalten verstopft sind, kann man die Blätter entweder sogleich verschiedener Beleuchtung aussetzen und nach einiger Zeit miteinander vergleichen, oder man kann zunächst alle verdunkeln, damit sich reichlich Kohlensäure in den Interzellularen ansammelt, und dann einen Teil davon wieder belichten, um zu sehen, ob die Kohlensäure durch Sauerstoff ersetzt wird.

Dem Verfahren haften verschiedene Fehlerquellen an: 1. Durch das Wachsvaselin sind die Interzellularräume nicht völlig abgeschlossen; denn einmal ist diese Substanz nicht völlig undurchlässig für Gas, so daß namentlich hohe CO_2-Werte sich im Blatt nicht halten können, und ferner kommt es sicher zuweilen vor, daß in den Interzellularen der Druck unter den der Außenluft sinkt (vgl. Devaux, 1891) und dann Luft eingesogen wird durch den Stiel oder an Stellen, wo die Verstreichung nicht ganz dicht ist. 2. Die Interzellularluft kann sich auch noch in der Zeit zwischen dem Abschneiden des Blattes und dem Aussaugen verändern. — Durch rasches Arbeiten kann dieser Fehler fast ausgeschaltet werden, die Anreicherung von Sauerstoff durch Assimilation noch insbesondere dadurch, daß das Blatt während der Untersuchung vor Lichtzutritt möglichst geschützt wird. 3. Durch das Evakuieren wird auch ein Teil der in den Zellen gebundenen Kohlensäure frei gemacht. 4. Es bleibt in den Interzellularen beim Aussaugen immer noch ein Teil der Luft zurück. — Dadurch wird der letzte Fehler (3) mehr oder weniger kompensiert[1]). 5. Beim Evakuieren kann die Kohlensäure möglicherweise durch gleichzeitige Diffusion rascher aus dem Blatt entweichen als der Sauerstoff und dadurch die gewonnene Luft eine andere Zusammensetzung erhalten als die

1) Ein weiterer, aber leicht vermeidbarer Fehler wäre der, daß bei Versuchen, die miteinander verglichen werden sollen, die Interzellularluft unter verschiedenem Druck, also verschieden weitgehend, ausgesogen wird. Darauf wurde bei den Probeversuchen zu wenig geachtet, der Manometerdruck schwankte ohne genauere Kontrolle ungefähr zwischen 50 und 100 mm. Bei den späteren Versuchen wurde immer möglichst derselbe Manometerdruck eingehalten und im Protokoll verzeichnet. Wie groß dieser Fehler werden kann, zeigt folgende Beobachtung: ein verstrichenes Oleanderblatt wurde zweimal unmittelbar hintereinander ausgesogen, zuerst bei 120 mm, dann bei 48 mm Quecksilberdruck, und die beiden Portionen getrennt analysiert; die erste Portion enthielt 1,5 % CO_2 und 23,4 % O_2, die zweite 8,0 % CO_2 und 9,1 % O_2.

der Interzellularen[1]). 6. Bei längerer Berührung mit dem Glyzerin wird ein Teil der absorbierten Gase von ihm aufgenommen. Alle diese Fehler sind aber bei einigermaßen raschem und vorsichtigem Arbeiten so gering, daß sie die großen Unterschiede zwischen assimilierenden und nicht assimilierenden Blättern nicht verwischen können. Das geht aus den Beobachtungen hervor, die ich zur Erprobung der Methode anstellte und nun kurz wiedergeben will.

Die Analysen wurden Ende März (Nr. 1—76) und Ende April (77—100) ausgeführt im Laboratorium, und zwar an Lichtblättern von *Hedera helix*, die teils abgeschnitten und in Wasser gestellt im Laboratorium, teils im Zusammenhang mit der Pflanze im botanischen Garten verschiedener Beleuchtung ausgesetzt gewesen waren. Zur Verdunkelung wurden die abgeschnittenen Blätter unter Papphülsen gestellt, die an der Pflanze mit Hüllen von schwarzem Papier möglichst sorgfältig umgeben. Zur Vermeidung übermäßiger Erwärmung mußte die schwarze Hülle vor direkter Besonnung geschützt werden. Ausgesogen wurde stets ein Blatt, dessen Stiel unter Glyzerin hart an der Blattfläche abgeschnitten wurde. Wo die Analyse zweimal ausgeführt wurde, sind die betreffenden Wertepaare in der Tabelle durch eine Klammer verbunden. Der Gehalt an CO_2 und O_2 ist in Volumprozent angegeben. Zu vergleichen sind stets die auf der linken Seite stehenden Beobachtungen an verdunkelten Blättern mit den rechts stehenden, wo die Blätter ebenso behandelt, aber nachher noch eine Zeitlang dem Licht ausgesetzt worden waren. Die Blätter waren jedesmal mit Wachsvaselin verstrichen worden, nur am Schluß der beiden Tabellen (V und VI) sind noch ein paar Beobachtungen an unverstrichenen Blättern wiedergegeben[2]).

---

1) Daß dieser Fehler nur gering sein kann, zeigen die am 4./9. in Neapel hintereinander gemachten Analysen an vier Blättern, von denen zwei unmittelbar vor der Analyse verstrichen wurden (Auszug bei 120 mm Quecksilberdruck):

	Nr.	% CO_2	% O_2		Nr.	% CO_2	% O_2
Unverstrichen	30	1,4	21,6	Verstrichen	31	1,2	21,9
	32	1,7	21,8		33	1,6	20,2

2) In die Zusammenstellung nicht aufgenommen sind einige Werte, wo zur Kontrolle die Zusammensetzung der freien Luft bestimmt wurde oder wo zwei Analysen derselben Gasmenge sehr große Unterschiede zeigten, also sicher ein Fehler beim Analysieren vorlag, schließlich noch die Beobachtungen an drei Blättern, die an der Pflanze durch Papierhüllen verdunkelt wurden, aber in unvollkommener Weise, und die nun sehr hohe Sauerstoffwerte ergaben.

Um zunächst die Beobachtungen bei nicht verstopften Spaltöffnungen zu erledigen, so zeigt sich an den in Wasser gestellten Blättern (Tab. V, S. 514) bei Verdunkelung eine ganz geringe Zunahme des CO_2-Gehalts und hoher Sauerstoffgehalt, so daß eine Assimilationstätigkeit aus diesen Versuchen nicht ersichtlich wird. Ob daran ein Offenstehen der Spalten schuldig ist, müßten weitere Untersuchungen zeigen. Daß aber die Methode unter gewissen Umständen auch an unverstrichenen Blättern anwendbar ist, dafür sprechen die Ergebnisse an den Blättern, die direkt vom Standort weg untersucht wurden (Tab. VI, S. 514): um 10⁰ morgens enthalten die Blätter bedeutend weniger Kohlensäure und sehr viel mehr Sauerstoff als bei Tagesanbruch.

Ebenso beobachten wir bei allen verstrichenen Blättern sehr entschiedene Abnahme der Kohlensäure und Zunahme des Sauerstoffs, wenn auf die Verdunkelung wieder Belichtung folgte, mit nur einer Ausnahme: bei der Belichtung von nur 5 Minuten (Nr. 88) ist die Assimilation noch nicht nachweisbar, während sie bei 12 und 13 Minuten Belichtung (Nr. 90 und 84) schon sehr deutlich zu erkennen ist. Man sieht daraus, daß die Blätter in allen anderen Versuchen viel länger als notwendig dem Licht ausgesetzt wurden. Auch hätte fast überall eine viel kürzere Dauer der Verdunkelung genügt, um eine stark veränderte Zusammensetzung der Binnenluft zu schaffen, wie z. B. die Versuche 81—83 zeigen.

Daß die Zahlen im übrigen nicht sehr konstant sind, rührt von den oben aufgezählten Fehlerquellen her. So ersieht man die Absorption der Kohlensäure durch das Glyzerin fast überall, wo Kontrollanalysen ausgeführt wurden, an einem Zurückgehen des CO_2-Wertes bei der zweiten Analyse. Die Gasblase war ja auch inzwischen 10—30 Minuten unter Glyzerin aufbewahrt worden. Man kann daraus aber auch entnehmen, daß der Fehler bei der ersten Analyse, wo der Aufenthalt des Gases im Glyzerin ganz kurz gedauert hatte, nicht groß gewesen sein kann. — Die Überführung des Blattes aus kalter Umgebung in wärmeres Glyzerin kommt im allgemeinen als Fehlerquelle gar nicht in Betracht, entgegen meinen anfänglichen Befürchtungen; denn selbst in Fällen, wo die Temperaturdifferenz ganz ungewöhnlich groß war (mindestens 15⁰ bei den Versuchen 50—53), waren die Ergebnisse noch gut. — Die übrigen Fehlerquellen mögen zum Teil vielleicht die gewonnenen Werte sehr stark beeinflußt haben, aber beim Vergleich mit den Parallelversuchen ergeben sich doch immer so große Unterschiede, daß

Tabelle V. *Hedera helix.* Einzelblätter in Wasser gestellt.

Verdunkelung	Nr.	% CO_2	% O_2	Nachfolgende Belichtung	Nr.	% CO_2	% O_2
Zimmertemperatur 16—22 Std.:	3	10,2	16,0	Trübes Tageslicht . . 1 Std.	12	1,2	20,0
					13	1,1	20,1
desgl.	5	10,3	13,9	desgl. . . 4½ „	14	0,8	20,6
desgl.	6	10,0	13,7	desgl. . . 6 „	15	1,2	18,8
					16	0,0	18,6
desgl. . . . . . 36 Std.:	7	9,9	12,8	desgl. . . 7 „	17	2,0	19,3
desgl.	8	10,5	13,7		18	1,9	19,3
desgl. . . . . 16—20 Std.	64	9,1	15,0	desgl. . . . 35 Min.	66	3,2	
	65	8,4	14,8		67	3,1	
desgl.	75	6,5	15,8	desgl. . . . 75 „ I	68	0,9	
	76	5,5	15,7	II	69	1,6	
				desgl. . . . 95 „ :	70	0,7	
				desgl. . . . 5 Std.	73	0,3	20,6
					74	0,7	20,1
desgl. . . . . . . 3½ Std.	81	14,2	0,7	elektr. Birne ca. 6000 MK 13 Min.:	84	0,8	25,0
	82	12,2	0,7				
desgl. . . . . . . 4 „ :	83	18,7	0,2	desgl. . . . 28 „ :	85	0,4	29,8
desgl. . . . . . . 34 Min.:	87	2,1	13,2	desgl. . . . 5 „ :	88	2,5	15,3
desgl. . . . . . . 77 „ :	89	1,8	17,9	desgl. . . . 12 „ :	90	0,6	26,6
in der Kälte (Minimum unter 0°) 12–14 Std.	50	4,0	17,2	trübes Tageslicht . . 3 Std.	52	0,9	21,0
	51	3,1	15,9		53	1,1	27,0
Nicht verstrichen! 36 Stunden	9	1,4	21,5	an trübem Tage 3^h p.	91	0,2	19,6
	10	1,5	21,2				
desgl. . . . . 18 „	79	0,5	20,7				
	80	0,7	20,4				

Tabelle VI. *Hedera helix.* Blätter von der Pflanze am Standort.

	Nr.	% CO_2	% O_2		Nr.	% CO_2	% O_2
24./3. Tagesanbruch (6^h a.)	19	13,0		Darauf 5—10 Std. am trüben Tageslicht	25	1,2	18,9
(nachts — 1 bis — 4°)	20	13,8			26	1,2	19,0
desgl.	21	6,5	15,6	(um 11^h noch 0°)			
	22	5,9	15,5	desgl.	30	1,6	16,6
desgl.	23	8,5	11,5		31	1,1	16,8
	24	7,6	11,6		32	1,2	17,1
25./3. Desgl. (5^{45} a.)	33	8,1	3,2	darauf 2 Std. am trüben Tageslicht	37	1,4	21,6
(nachts 0 bis — 5°)	34	7,7	3,2		38	1,5	21,9
28./3. Desgl. (6^h a.) . . . (nachts — ½ bis + ½°)	48	4,8	14,0	darauf 3 Std. an sehr trübem Licht . . .	54	0,7	19,2
				darauf 4 Std. desgl. .	56	0,5	
					57	0,7	21,5
künstlich verdunkelt 30 Min. (bei 3—5°)	95	1,3	20,7	darauf 30 Min. am hellen Tageslicht	96	0	20,9
desgl. 3 Stunden (bei 5—9°)	97	13,7	5,7	darauf 1 Std. desgl. .	99	0,3	20,7
	98	13,8	5,5		100	0,1	20,1
Nicht verstrichen!							
25./3. Tagesanbruch (vgl. Nr. 33 und 34 oben)	35	5,5	6,1	darauf 4 Std. am trüben Tageslicht	41	0,7	20,5
	36	4,1	6,3		42	1,0	21,2

die Assimilationstätigkeit außer Frage steht. Daß gelegentlich in den Interzellularräumen mehr Sauerstoff gefunden wird als in der freien Luft (21 %), ist natürlich nur dadurch möglich, daß nicht bloß die Interzellularluft, sondern auch das Protoplasma Kohlensäure enthält, die zur Assimilation verwendbar ist.

Einige Versuche an *Olea europaea* zeigen, daß die Methode auch an anderen Pflanzen durchführbar ist (s. Tab. VII). Die nicht verstrichenen Blätter ergaben hier dasselbe Resultat.

Tabelle VII.

Olea europaea. Je 10—15 Blätter von der Pflanze im Gewächshaus.

	Tag	Lichtverhältnisse Std.	Nr.	% CO_2	% O_2		Tag	Lichtverhältnisse Std.	Nr.	% CO_2	% O_2
Unverstrichen	29./3.	Dämmerung 6^{30} p.	1	3,5	18,1	Unverstrichen	30./3.	Am Tageslicht 9^{45} a.	7	0,1	22,9
	30./3.	Dämmerung 6^{30} a.	3	3,5	18,8				8	0,1	22,8
			4	2,9	18,7						
Verstrichen (am Vorabend)	30./3.	Dämmerung 5^{45} a.	2	1,9	16,2	Verstrichen (am Vorabend)	30./3.	Am Tageslicht 9^{15} a.	6	0,8	21,9
		6^{30} a.	5	1,1	15,7						

Die vorausgehende Verdunkelung aller Blätter hat den Vorteil, daß für die Assimilation mehr Kohlensäure zur Verfügung steht, aber den Nachteil, daß der erhöhte CO_2-Gehalt in den Interzellularen nicht den normalen Verhältnissen entspricht. Daher verdient die Methode, einfach belichtete und verdunkelte Blätter miteinander zu vergleichen, vielleicht den Vorzug. Ihre Anwendbarkeit zeigt Tabelle VIII an *Viburnum tinus.* Unverstrichene Blätter ergaben hier kein klares Resultat, vermutlich, weil das Licht am Abend nicht mehr genügte.

Tabelle VIII.

Viburnum tinus. 31./7. 22. Einzelne Blätter von einer Pflanze im botan. Garten Erlangen.

	Lichtverhältnisse Stunde	Nr.	% CO_2	% O_2	Lichtverhältnisse Stunde	Nr.	% CO_2	% O_2
Unverstrichen	$3^1/_2$ Std. verdunkelt 5^{30} p.	3	0,5	19,7	Am Tageslicht (Schatten) 5^h p.	1	0,7	20,7
		4	0,3	20,0		2	0,2	20,6
Verstrichen (6^5 p.)	65 Min. verdunkelt 7^{10} p.	6	2,8	12,8	Am Tag (Sonne, dann Schatten) 6^{45} p.	5	0,5	18.5

Lufttemperatur: 2^h: 27° 7^h: 26°. Maximum: 32°.

Voraussichtlich wird die Methode bei weiterem Ausbau noch ganz andere, vor allem auch quantitative Feststellungen über die Assimilationstätigkeit erlauben. Uns genügt es hier, einen Weg zu wissen, auf dem die Assimilationstätigkeit unter natürlichen Verhältnissen zuverlässig und verhältnismäßig einfach nachgewiesen werden kann.

b) Versuche im botanischen Garten zu Neapel.

Zur Durchführung der beschriebenen Methode bedurfte es einer Wasserleitung mit genügendem Druck zum Anschluß der Wasserstrahlluftpumpe. In diesem Punkte ergaben sich in Neapel zunächst große Schwierigkeiten. Sie wurden aber behoben durch das liebenswürdige Entgegenkommen von Herrn Professor Cavara, der mir Gelegenheit gab, im botanischen Garten zu Neapel zu arbeiten. Ich möchte dafür auch an dieser Stelle meinen lebhaftesten Dank aussprechen.

Meinen Arbeitsplatz konnte ich neben einem Wasserleitungshahn im Freien aufschlagen, unmittelbar neben den Pflanzen, die sich zur Untersuchung eigneten. Leider genügte der Wasserdruck nur zu gewissen Zeiten zum Aussaugen der Blätter. Aus diesem Grunde sind die Beobachtungen oft zu ungünstiger Tageszeit angestellt. Auch konnte der Druck im Versuchsgefäß nicht immer im gewünschten Maße herabgesetzt werden. Daß die Verhältnisse im botanischen Garten zu Neapel denen des natürlichen Standorts sehr ähnlich waren, ist schon oben (S. 501) ausgeführt worden. So groß sind die Unterschiede auf keinen Fall, daß die Pflanzen an der einen Stelle einem stationären Ruhezustand verfallen sein könnten, wenn sie an der anderen lebhaft assimilieren.

Nach dem vorausgegangenen Ausprobieren der Methode genügten verhältnismäßig wenige Versuche zum Nachweis der Assimilationstätigkeit. Um dem Vorwurf einer willkürlichen Auswahl zu entgehen, gebe ich sämtliche in Neapel an verstrichenen Blättern gemachten Beobachtungen wieder. (Einige sind schon oben S. 511 aufgeführt.) Die Untersuchungen waren so angestellt worden, daß immer belichtete und unbelichtete Blätter unmittelbar hintereinander analysiert wurden. Nun stimmen aber die an verschiedenen Tagen gewonnenen Werte ziemlich überein, und wir können deshalb zur übersichtlicheren Darstellung alle Ergebnisse ohne Rücksicht auf die zeitliche Reihenfolge einfach nach der Größe des Kohlensäuregehalts geordnet in einer Tabelle vereinigen, sofern

nicht beim Auszug ein vom gewöhnlichen (120—140 mm) abweichender Manometerstand herrschte. Diese letzteren Werte und ebenso einige Beobachtungen, die den Einfluß ganz kurzer Belichtung zeigen sollten, sind in besonderen Tabellen (X und XI) aufgeführt.

In den Tabellen IX—XI enthält die erste Spalte die Versuchsnummer, die zweite den minimalen bei der Extraktion herrschenden Druck (in mm Quecksilber), die dritte und vierte Tag und Stunde des Versuchs (im Zeitpunkt der Abnahme des Blattes), die fünfte und sechste Lufttemperatur und Sättigungsdefizit. Diese Werte wurden nicht bei jedem Versuch besonders, sondern immer im Laufe des Tages einige Male bestimmt und im übrigen geschätzt, sind also nicht sehr genau. In den beiden folgenden Spalten ist der Gehalt der untersuchten Luft an Kohlensäure und Sauerstoff in Volumprozenten aufgeführt, und die letzte enthält die Angaben über die Belichtung des Blattes vor der Abnahme; angegeben sind die Minuten, die das Blatt durch schwarzes Papier verdunkelt oder dem Licht ausgesetzt war; in letzterem Fall ist das Zeichen ∞ angewandt, wenn das Blatt schon den ganzen Tag normal beleuchtet gewesen war.

In Tabelle IX (S. 518) sind die Werte nach abnehmendem CO_2-Gehalt geordnet; damit geht die Zunahme des O_2-Gehalts ziemlich parallel. Die Werte der verdunkelten Blätter kommen alle in den oberen Teil der Tabelle zu liegen, diese Blätter enthalten mindestens 3,2 % CO_2 und höchstens 13,7 % O_2. Die Dauer der Verdunkelung hat auf die Reihenfolge wenig Einfluß, weil in den meisten Fällen der maximale CO_2-Gehalt offenbar schon längst erreicht ist; nur da, wo die Verdunkelung bloß 45 und 60 Minuten dauert, ist der CO_2-Gehalt noch geringer, der O_2-Gehalt noch größer als bei allen länger verdunkelten Blättern. Im übrigen sind die Differenzen an den verdunkelten Blättern wohl zum großen Teil darauf zurückzuführen, daß die Verstopfung der Spalten nicht in allen Fällen gleich vollkommen war und dann während der bei der Atmung gewöhnlich eintretenden Druckverminderung in den Interzellularen (s. Devaux, 1891) die Außenluft verschieden rasch eindringen konnte.

Die belichteten Blätter der Tabelle IX enthalten höchstens 3,5 %, meist aber weniger als 2 % CO_2 und mindestens 12,6, meist aber über 17 % Sauerstoff, und zwar öfters mehr als die freie Luft. Daß die kürzer belichteten Blätter hier im allgemeinen noch mehr CO_2 und weniger O_2 enthalten als die anderen, läßt

sich wohl kaum behaupten, und in der Tat, wenn wir nun zu Tabelle X übergehen, so sehen wir, daß selbst bei Belichtung von $2^1/_2$ Minuten schon sehr niedere CO_2- und hohe O_2-Werte erhalten werden können. Freilich zeigen diese kurzbelichteten Blätter teilweise noch ähnliche Luftzusammensetzung wie die verdunkelten; im Durchschnitt genügt die Assimilation von $2^1/_2$ Minuten noch nicht, um die bei $1^1/_2$—2 stündiger Atmung erreichte Sauerstoffabnahme wieder auszugleichen. Ein durchgehender Unterschied in der Wirkung von direktem Sonnenlicht und diffusem Tageslicht ist nicht feststellbar.

Tabelle IX.

Nerium oleander.

Nr.	mm-Druck	Tag	Stunde	Temperatur Grad	Sättigungsdefizit mm	% CO_2	% O_2	Vorausgegangene Belichtung (Minuten)	
46	120	5./9.	12^{20}	21	5	10,0	6,1	120	dunkel
42	120	4./9.	6^{15}	18	2	9,2	4,8	125	"
53	120	5./9.	3^{h}	22	7	8,8	6,2	281	"
18	130	2./9.	10^{35}	26	12	7,5	5,9	94	"
44	120	5./9.	11^{50}	21	5	7,3	6,8	90	"
24	140	2./9.	3^{30}	26	11	7,1	13,7	193	"
21	130	2./9.	1^{5}	27	15	5,8	7,4	50	"
35	120	4./9.	12^{20}	20	6	5,7	7,1	130	"
38	120	4./9.	2^{20}	20	6	5,5	9,5	250	"
43	120	5./9.	11^{25}	20	4	4,8	8,8	60	"
19	120	2./9.	11^{h}	27	15	3,5	13,1	9	Licht, Sonne (vorher 110 dunkel)
39	120	4./9.	4^{10}	19	5	3,2	13,4	45	dunkel
41	120	4./9.	5^{45}	18	3	2,5	12,6	3	Licht, diffus (vorher 90 dunkel)
45	120	5./9.	12^{25}	21	5	1,9	24,2	5	" , " (" 121 ")
34	120	4./9.	12^{5}	20	6	1,8	20,9	∞	" , " (120 verstrichen)
36	120	4./9.	12^{55}	20	6	1,7	21,1	10	" , " (vorher 155 dunkel)
40	120	4./9.	5^{15}	18	4	1,6	22,3	5	" , " (" 60 ")
37	120	4./9.	1^{25}	20	6	1,5	23,4	10	" , " (" 195 ")
20	140	2./9.	11^{30}	27	15	1,4	19,1	9	" , " (" 138 ")
17	120	2./9.	9^{15}	25	11	1,0	19,2	∞	" , Sonne (10 verstrichen)
						1,2	18,4		
22	130	2./9.	1^{30}	26	14	0,9	22,5	9	" , diffus (vorher 64 dunkel)
23	130	2./9.	2^{5}	26	14	0,6	17,0	42	" , " (" 125 ")
						1,1	17,2		
25	130	2./9.	3^{30}	26	12	0,8	24,4	20	" , Sonne (" 193 ")

Tabelle X.

Nerium oleander. Ergebnisse bei ganz kurzen Belichtungszeiten (nebst einigen Vergleichswerten).

Nr.	mm-Druck	Tag	Stunde	Temperatur Grad	Sättigungsdefizit mm	% CO_2	% O_2	Vorausgegangene Belichtung (Minuten)
44	120	5./9.	11^{50}	21	5	7,3	6,8	90 dunkel
46	120	5./9.	12^{20}	21	5	10,0	6,1	120 „
53	120	5./9.	3^{h}	22	7	8,8	6,2	281 „
47	120	5./9.	12^{55}	21	5	7,5	16,2	2½ Licht, diffus (vorher 151 dunkel)
48	120	5./9.	1^{10}	21	5	6,2	7,8	2½ „ , „ („ 166 „)
50	120	5./9.	1^{55}	21	5	5,9	13,1	2½ „ , Sonne und diffus (vorher 211 dunkel)
52	120	5./9.	2^{35}	22	6	2,9	17,3	2½ Licht, Sonne (vorher 257 dunkel)
45	120	5./9.	12^{35}	21	5	1,9	24,2	5 „ , diffus („ 121 „)
49	120	5./9.	1^{35}	21	5	1,0	23,4	2½ „ , „ („ 193 „)

Für die Frage, ob im Sommer die Assimilationsfähigkeit erhalten bleibt, kommen nur die bis zum 2. September erhaltenen Werte in Betracht, weil am Ende dieses Tages der Regen einsetzte. In Tabelle IX sind aber auch alle späteren Beobachtungen mit aufgenommen, und aus der Tatsache, daß sich die Werte des 2. September gleichmäßig unter die später gewonnenen einreihen, ergibt sich, daß ein grundsätzlicher Unterschied in der Assimilationsfähigkeit nicht besteht. Die hier verzeichneten Beobachtungen aus der Trockenzeit sind ziemlich wenige, sie werden ergänzt durch die in Tabelle XI (S. 520) wiedergegebenen. Nr. 6 und 7 sind Parallelversuche, bei denen die Luft unter 90—100 mm ausgesogen wurde, also gut vergleichbar; der verhältnismäßig geringe CO_2-Gehalt und der hohe O_2-Gehalt bei Nr. 6 beweisen klar die Assimilationsfähigkeit. Nr. 14 und 16, mit diesen Versuchen am ehesten vergleichbar, sind ziemlich belanglos, weil ein Parallelversuch fehlt, und nur der Vollständigkeit halber angeführt. Bei Nr. 11 und 13 war das Manometer nicht in Ordnung; der beim Aussaugen herrschende Druck ist also nicht genau bekannt, schwankte aber wenig, so daß die Versuche unter sich gut verglichen werden können. Auch hier ist die Assimilation unverkennbar, auch in Nr. 13, wo die Sonne bei der Wiederbeleuchtung schon unter dem Horizont war.

Neben den ausführlichen Untersuchungen am Oleander wurden an anderen Pflanzen nur kurze Proben gemacht, deren Ergebnisse Tabelle XII (S. 520) enthält.

Tabelle XI.

Nerium oleander. Ergebnisse bei anderem Manometerstand (als 120—140 mm).

Nr.	mm-Druck	Tag	Stunde	Temperatur Grad	Sättigungsdefizit mm	% CO_2	% O_2	Vorausgegangene Belichtung (Minuten)
7	100	29./8.	6^h	25	6	6,0 5,9	8,6 8,0	60 dunkel
6	90	29./8.	5^{40}	25	6	3,0 2,0	18,0 19,4	∞ Licht, diffus (40 verstrichen)
14	80	1./9.	4^{35}	24	5	1,1 1,0	20,0 20,3	∞ Licht, etwas Sonne (10 verstrichen)
16	80	1./9.	6^5	—	—	1,0	18,4	∞ Licht, schwach, diffus (20 verstrichen)
12		31./8.	5^5	26	7	4,3 5,0	8,6 8,2	65 dunkel
13		31./8.	5^{40}	26		1,1 1,5	21,3 20,5	35 Licht, diffus (vorher 65 dunkel)
11		31./8.	4^{35}	26		1,0 0,6	18,3 18,1	∞ Licht, noch ein wenig Sonne (35 verstrichen)

Tabelle XII.

	Nr.	Druck mm	Tag	Std.	Temperatur Grad	Sättigungsdefizit	% CO_2	% O_2	Vorausgegangene Belichtung (Minuten)
Quercus ilex	29	55	2./9.	6^0	25	8	7,8	11,8	65 dunkel
	28	55	2./9.	5^{25}	25	9	3,1	18,0	∞ Licht, schwach, diffus (30 verstrichen)
Olea europaea	26	80	2./9.	4^{10}	25	11	16,5	6,0	60 dunkel
	27	80	2./9.	4^{30}	25	10	4,2	14,4	20 Licht, Sonne (vorher 60 dunkel)
Phillyrea spec.	9	[1]	31./8.	10^{55}	28	8	2,9	16,2	100 dunkel
	10	[1]	31./8.	11^{25}	28	8	2,2	20,2	∞ Licht, diffus (120 verstrichen)

Die Ergebnisse dieser Tabelle stimmen mit dem Befund am Oleander überein, und man darf darnach annehmen, daß die Fähigkeit, während der Trockenperiode zu assimilieren, den mediterranen immergrünen Holzgewächsen allgemein zukommt.

1) Bei *Phillyrea* war der minimale Druck beim Aussaugen noch so groß, daß das nur bis 260 mm gehende Manometer nicht ausreichte.

3. Ergebnisse der Untersuchungen am mediterranen immergrünen Blatt.

Es ließ sich feststellen, daß die Zellen der immergrünen Blätter im Mittelmeergebiet selbst am Ende des trockenen Sommers 1922 noch assimilierten, wenn ihnen Kohlensäure geboten war, daß andererseits zur selben Jahreszeit die Spaltöffnungen dieser Blätter am natürlichen Standort einen großen Teil des Tages offen stehen, so daß Kohlensäure ständig hineindiffundieren muß, wenn sie innen verbraucht wird. Die Ergebnisse Guttenbergs, daß die immergrünen mediterranen Blätter im Sommer sehr wenig oder gar keine Stärke speichern, dürfen also nicht durch mangelnde Assimilationstätigkeit erklärt werden, sondern sie beweisen nur, daß sich die Assimilate in löslicher Form im Blatt befinden; sie sind aber darum nicht weniger interessant. Es gibt ja eine Reihe von Pflanzen mit „Zuckerblättern", die für gewöhnlich nur Zucker und keine Stärke anhäufen. Dadurch muß der osmotische Wert des Zellsaftes erhöht und infolgedessen die Transpiration herabgesetzt werden. In dieser Wirkung erblickt Stahl (1900, S. 559) die ökologische Bedeutung der Zuckerspeicherung und zeigt, daß die Zuckerblätter tragenden Pflanzen vorwiegend trockenen Standorten angehören. Darunter sind solche, die bei besonders günstigen Assimilationsbedingungen auch Stärke speichern können, und diesen scheinen sich nun die mediterranen Hartlaubgewächse unmittelbar anzureihen, die für gewöhnlich Stärke, unter dem Einfluß der Trockenheit aber Zucker speichern. Es wäre freilich noch näher zu untersuchen, ob das Fehlen der Stärkespeicherung nicht einfach auf die hohe Temperatur zurückzuführen ist, die den raschen Abtransport der Assimilate erlaubt — eine Möglichkeit, die von Guttenberg (1907, S. 414) in Erwägung gezogen wird.

Die Feststellung der sommerlichen Assimilationstätigkeit ermöglicht uns vielleicht ein besseres Verständnis der Lebensweise der immergrünen mediterranen Gewächse. Der Vorteil, den die Immergrünen gerade im Mittelmeerklima genießen, wird gewöhnlich darin gesucht, daß hier die für das Pflanzenleben ungünstigen Perioden verhältnismäßig kurz sind. Wenn nun grüne Blätter solche Perioden überdauern, ohne assimilieren zu können, so schädigen sie die Pflanze durch die Atmung ihrer lebenden Zellen. Der dadurch eintretende Verlust an organischer Substanz ist sehr bedeutend, wenn wir zunächst einmal normale Atmungstätigkeit

annehmen. Das zeigen uns die Beobachtungen G. Schmidts (1902) über die Atmung verschiedener Blätter im Sommer und im Winter. Greifen wir die verhältnismäßig schwach atmenden zweijährigen Blätter von *Hedera helix* heraus, so zeigen (nach S. 16, die prozentualen in absolute Werte umgerechnet nach den Angaben S. 12) 25 g Blätter in 5 Stunden bei 25° C eine Kohlensäureabgabe von durchschnittlich 26 mg im Sommer (55 im Winter), das ergibt in 2 Monaten eine Abgabe von 7,5 g. Dabei enthalten aber 25 g Efeublätter überhaupt nur ungefähr 9,5 g Trockensubstanz (Willstätter und Stoll 1922, S. 99). Da nun ein Blatt, das abgeworfen wird, bedeutend weniger Baustoffe braucht als eines, das die ungünstige Jahreszeit überdauert, und da ein Teil seiner Stoffe vor dem Abwurf in den Stengel zurückwandert, würde die Pflanze wahrscheinlich die Erhaltung des Blattes während der 2 Monate mehr Material kosten, als die Bildung eines neuen im Herbst. Dabei würde zwar einige Zeit verloren, aber das neugebaute Blatt wäre dafür auch viel leistungsfähiger: sein weniger xerophiler Bau würde den Gasaustausch weniger hemmen, und außerdem leistet der Chlorophyllapparat an jungen Blättern viel mehr als an alten (ungefähr das Doppelte nach den Befunden von Willstätter und Stoll 1922, S. 49).

Trotzdem gibt es im Mittelmeergebiet neben den zahlreichen immergrünen Holzgewächsen kaum solche, die ihr Laub über die Sommermonate abwerfen. Die Erhaltung des Laubes muß also doch vorteilhafter sein, und deshalb war von Anfang an zu erwarten, daß diese Blätter entweder auch während der beiden trockensten Monate noch assimilieren oder aber ihre Atmung sehr stark herabsetzen können. Mit geringer Atmung mußte natürlich eine allgemeine Herabsetzung der Lebenstätigkeit verbunden sein, und es war daher die Annahme Guttenbergs nicht ohne weiteres von der Hand zu weisen, daß die Pflanze in dieser Zeit zur Assimilation gar nicht befähigt sei. Tatsächlich wird aber, wie wir sahen, der andere Weg gewählt, die Pflanze assimiliert den ganzen Sommer hindurch. Sie assimiliert einmal, auch bei geschlossenen Spalten, die Kohlensäure, die bei der Atmung tagsüber entsteht, und auch die nachts ausgetretene wenigstens soweit, als sie in den Interzellularräumen zurückgehalten worden ist. Schon damit wird der größte Teil des Verlustes wieder ausgeglichen. Darüber hinaus erlaubt die reichliche Öffnung der Spalten eine weit lebhaftere Assimilation, deren Produkte dem Wachstum zugute kommen müssen. Zwar scheint

das Wachstum im Sommer selbst gering zu sein, was aber leicht verständlich ist, da wachsende Pflanzenteile besonders viel Wasser verbrauchen. Nicht der Mangel an Assimilaten, sondern der Mangel an Wasser hemmt das Wachstum während der Trockenzeit. Daß es aber nicht ganz erloschen ist, zeigen die blühenden Zweige, die ich noch Ende August bei verschiedenen Immergrünen wie *Myrtus communis*, *Spartium junceum*, *Rosmarinus officinalis* vorfand.

Die immergrünen mediterranen Pflanzen besitzen keine sommerliche Ruheperiode. Ihre Verbreitung beschränkt sich offenbar auf Gebiete, die einerseits von größeren Frostperioden verschont sind, andererseits aber in der trockenen Jahreszeit doch noch so viel Feuchtigkeit im Boden besitzen, daß die Assimilation keine oder doch keine große Unterbrechung zu erleiden braucht.

Die besonderen Einrichtungen an den Spaltöffnungen bilden zunächst ein gewisses Hindernis für die Assimilationstätigkeit, und dieser Nachteil, vielleicht in Verbindung mit anderen, mag daran schuld sein, daß diese Pflanzen zumeist in kälteren Gebieten auch dann nicht mehr fortkommen, wenn, wie etwa in England, die Frostgefahr nicht größer ist als in den Mittelmeerländern. Hier aber sind Wärme und Lichtverhältnisse das ganze Jahr hindurch verhältnismäßig günstig, und nachdem festgestellt ist, daß auch die sommerliche Trockenheit die Assimilation der xeromorph ausgerüsteten immergrünen Gewächse nicht still legt, ist ihre weite Verbreitung unter dem Mittelmeerklima sehr verständlich.

Andererseits ist die Öffnung ihrer Spalten im Sommer durch Wassermangel doch beschränkt, und daher müssen ihnen die Windschutzeinrichtungen, die trotzdem eine verhältnismäßig reiche Kohlensäureaufnahme erlauben, von hohem Werte sein.

Abschnitt VI.

Zusammenfassung.

1. Die Bedeutung der eingesenkten Spaltöffnungen und verwandter Bildungen beruht nach der üblichen Erklärungsweise auf ihrer Wirkung als Diffusionswiderstand. Diese Erklärung ist unbefriedigend; bei geringerer Zahl oder Öffnungsweite der Spalten wäre die Wirkung dieselbe; die Ausbildung so komplizierter Formen mit ihren immer wiederkehrenden Eigentümlichkeiten muß einen besonderen Grund haben.

2. In Modellversuchen wird festgestellt, daß sich in einem Gefäß mit Kalilauge das Verhältnis von Wasserabgabe und Kohlensäureaufnahme aus der Luft mit wechselnder Windgeschwindigkeit ändert. Die Kohlensäure verhält sich genau so, als müßte sie, ehe sie absorbiert wird, an der Oberfläche der Flüssigkeit erst durch eine reaktionslose Schicht diffundieren, deren Widerstand gleich dem einer $4^{1}/_{2}$ mm dicken ruhenden Luftschicht ist. Wird nun durch den Wind die über der Flüssigkeit lagernde Schicht wasserdampfreicher kohlensäurearmer Luft rascher und rascher entfernt und damit der Diffusionswiderstand zwischen der Oberfläche und der normal zusammengesetzten Luft verkleinert, so steigert sich die Wasserabgabe im umgekehrten Verhältnis zu diesem Widerstand, die Kohlensäureaufnahme aber in immer geringerem Maße, weil hier der konstante Widerstand an der Flüssigkeitsoberfläche stets noch hinzu kommt. Je stärker der Wind ist, desto geringer wird die CO_2-Aufnahme im Verhältnis zur Verdunstung (s. Kurve, S. 466). — Gefäße mit Kalilauge, die gegen Wind geschützt werden, nehmen verhältnismäßig viel CO_2 auf.

3. Auch im Assimilationsparenchym der Pflanzen muß die Kohlensäureaufnahme um so mehr begünstigt werden, je besser es gegen Wind geschützt ist. Nun halten eingesenkte Spaltöffnungen, Kutikularleisten, kutikularisierte Atemhöhlen, Rollblätter usw. den Wind vom Assimilationsparenchym ab. Die Bildung weiter Kammern vor oder hinter der Zentralspalte und die Emporhebung der äußeren Mündung, zwei Einrichtungen, die dabei fast immer zu beobachten sind, erweisen sich auch in Modellversuchen als besonders wirksame Mittel zur Abhaltung des Windes. Durch den starren Bau vieler Blätter wird ebenfalls der direkte Zutritt der Außenluft verhindert, die sonst bei jeder Biegung des Blattes durch den Wind eindringen müßte. All diese Einrichtungen bewirken also rein mechanisch eine größere CO_2-Aufnahme bei gleichem Wasserverlust — oder geringeren Wasserverlust bei gleicher CO_2-Aufnahme.

4. Die ökologische Bedeutung dieser Wirkungsweise ergibt sich aus der kräftigen Ausbildung all der geschilderten Einrichtungen gerade an den Stellen, wo es an Wasser mangelt. Sie stellen also tatsächlich Windschutzeinrichtungen vor.

5. Die vielen mit Windschutzeinrichtungen versehenen immergrünen mediterranen Blätter schienen eine Ausnahme zu machen, da sie angeblich im Sommer eine Ruheperiode durchmachen, zu

anderen Jahreszeiten aber auch nicht mehr unter Trockenheit zu leiden haben als normal gebaute Blätter. In Untersuchungen am natürlichen Standort konnte aber mit Hilfe der Infiltrationsmethode und einer neuen Methode der Interzellularluftanalyse festgestellt werden, daß diese Pflanzen am Ende eines besonders trockenen Sommers ihre Spalten täglich öffneten und daß sie die Kohlensäure, die in ihre Interzellularräume eintritt, assimilieren. Damit sind aber auch hier die Bedingungen gegeben, unter denen die Windschutzeinrichtungen ihre vorteilhafte Wirkung entfalten müssen.

Literatur.

Aubert, M. E., 1892, Recherches sur la respiration des plantes grasses. Revue générale de botanique, 4.

Baranetzki, J., 1872, Über den Einfluß einiger Bedingungen auf die Transpiration der Pflanzen. Bot. Ztg., 30.

Benecke, W., 1892, Die Nebenzellen der Spaltöffnungen. Bot. Ztg., 50.

Bergen, J. Y., 1904, Transpiration of sun leaves and shade leaves of *Olea europaea* etc. Bot. Gaz., 38 (nach Guttenberg).

Bernard, Ch., 1904, Le bois centripète dans les feuilles des Conifères. Beih. z. bot. Centralbl., 17.

Blum s. Ursprung.

Brown und Escombe, 1900, Gases and liquids, etc., in plants. Philos. Transact. of the roy. soc. London, B, 193.

— —, 1905, Researches on some of the physiological processes of green leaves etc. Ebenda, B, 76.

Bünger, 1890, Beiträge zur Anatomie der Laubmooskapseln. Bot. Centralbl., 42.

Burgerstein, A., 1920, Die Transpiration der Pflanzen, 2. Teil. Jena.

Copeland, E. B., 1902, The mechanism of stomata. Ann. of bot., 16.

Devaux, H., 1891, Aération des tissus massivs. Ann. d. sciences nat., 14.

Edelmann, O., 1896, Psychrometrische Studien und Beiträge. Meteor. Ztschr., 13.

Escombe s. Brown.

Fitting, H., 1922, Aufgaben und Ziele einer vergleichenden Physiologie auf geographischer Grundlage (Rektoratsrede). Jena.

Gilg, E., 1891, Beiträge zur vergleichenden Anatomie der xerophilen Familie der Restiaceen. Englers bot. Jahrb., 13.

Grisebach, A., 1872, Die Vegetation der Erde. Leipzig.

Guttenberg, H. v., 1907, Anatomisch-physiologische Untersuchungen über das immergrüne Laubblatt der Mediterranflora. Englers bot. Jahrb., 38.

Haberlandt, G., 1918, Physiologische Pflanzenanatomie. Leipzig.

Holtermann, K., 1907, Über den Einfluß des Klimas auf den Bau der Pflanzengewebe. Leipzig.

Jelinek, C., 1905, Anleitung zur Anstellung meteor. Beobachtungen. Wien.

Knoblauch, E., 1897, Ökologische Anatomie der Holzpflanzen der südafrikanischen immergrünen Buschregion. Habilitationsschrift. (Nach Schimper).

Krogh, A., 1922, Mikrogasanalyse. Handb. d. biol. Arbeitsmeth., hrsg. von Abderhalden, IV, 10.

Kraus, F., 1914, Ein Beitrag zur Kenntnis der Anatomie und Physiologie der Pteridophytenspaltöffnungen. Jahresber. d. f.-b. Knabenseminars Graz.

Kuhlbrodt, H., 1922, Über die phylogenetische Entwicklung des Spaltöffnungsapparates am Sporophyten der Moose. Haberlandts Beitr. z. Allg. Bot., 2.

Leitgeb, H., 1880, Die Athemöffnungen der Marchantiaceen. Sitzungsber. d. Wiener Akademie, math.-nat. Kl., 81, 1.

Liebreich, O., 1886, 1889 u. 1890, Untersuchungen über den toten Raum bei chemischen Reaktionen. Sitzungsber. d. preuß. Akad. d. Wiss.

Linsbauer, K., 1917, Beiträge zur Kenntnis der Spaltöffnungsbewegungen. Flora, 109.

Meyer, J., 1909, Über die Geschwindigkeit der Abgabe und Aufnahme von Kohlendioxyd durch Wasser. Ztschr. f. Elektrochemie, 15.

Molisch, H., 1912, Das Offen- und Geschlossensein der Spaltöffnungen, veranschaulicht durch eine neue Methode (Infiltrationsmethode). Ztschr. f. Bot., 4.

Mühldorf, A., 1922, Ein neuer xeromorpher Spaltöffnungsapparat bei den Dikotyledonen. Österr. bot. Ztschr.

Noack, K. L., s. Sierp.

Peyrou, J., 1888, Recherches sur l'atmosphère interne des plantes. Thèse.

Pfeffer, W., 1898, Pflanzenphysiologie I.

Pfitzer, E., 1870, Beiträge zur Kenntnis der Hautgewebe der Pflanzen. Jahrb. f. wiss. Bot., 7.

Porsch, O., 1905, Der Spaltöffnungsapparat im Lichte der Phylogenie. Jena.

Renner, O., 1910, Beiträge zur Physik der Transpiration. Flora, 100.

Roth, W. A., 1909, Über die Lösungsgeschwindigkeit von Gasen in Wasser. Zeitschr. f. Elektrochemie, 15.

Schimper, A. F. W., 1898, Pflanzengeographie auf physiologischer Grundlage. Jena.

Schmidt, G., 1902, Über die Atmung ein- und mehrjähriger Blätter usw. Diss. Leipzig.

Schwendener, S., 1881, Über Bau und Mechanik der Spaltöffnungen. Monatsber. d. Akad. d. Wiss. Berlin.

Sierp, H. und K. L. Noack, 1922, Studien über die Physik der Transpiration. Jahrb. f. wiss. Bot., 60.

Stahl, E., 1900, Der Sinn der Mykorrhizenbildung. Jahrb. f. wiss. Bot., 34.

Stefan, J., 1873, Versuche über die Verdampfung. Sitzungsber. d. Akad. Wien, math.-nat. Klasse, 68, II.

Stein, E., 1913, Über Schwankungen stomatärer Öffnungsweite. Diss. Jena.

Steinbrink, 1900, Zur Terminologie der Volumänderungen pflanzlicher Gewebe. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. 18.

Stoll s. Willstätter.

Tschirch, A., 1882, Über einige Beziehungen des anatomischen Baues der Assimilationsorgane zu Klima und Standort, mit spezieller Berücksichtigung des Spaltöffnungsapparates. Linnaea, 43.

Ursprung und Blum, 1918, Besprechung unserer bisherigen Saugkraftmessungen. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., 36.

Volkens, G., 1887, Die Flora der ägyptisch-arabischen Wüste. Berlin.

Voss, G., 1917, Über Unterschiede im anatomischen Bau der Spaltöffnungen auf Ober- und Unterseite der Laubblätter einiger Dikotylen. Beih. z. bot. Centralbl., 33.

Weinland, R., 1911, Anleitung für das Praktikum in der Maßanalyse. Tübingen.

Westermaier, M., 1884, Über Bau und Funktion der pflanzlichen Hautgewebe. Jahrb. f. wiss. Bot., 14.

Wiesner, J., 1887. Grundversuche über den Einfluß der Luftbewegung auf die Transpiration der Pflanzen. Sitzungsber. d. Wiener Akad., math.-nat. Kl., 96 I.

Willstätter, R. und Stoll, A., 1918, Untersuchungen über die Assimilation der Kohlensäure. Berlin.

Ein Beitrag zur Physiologie der Verholzung und des Wundreizes.

Von

Ernst Schilling.

Mit 10 Textfiguren.

Abschnitt I.

Einleitung.

Man hat auf der Suche nach einer Erklärung für die Funktion der Verholzung ihr so weitverbreitetes Auftreten im Laufe des pflanzlichen Zellebens vielfach als eine Alterserscheinung zu deuten versucht. Weniger in chronologischer Hinsicht: zwar pflegt die Verholzung einer Membran erst einzusetzen, nachdem die Zelle im Verlaufe ihrer Entwicklung ein gewisses Alter erreicht hat, doch kann dieses Stadium bekanntlich oftmals bereits sehr frühzeitig, innerhalb einer kurzen Zeitspanne erreicht sein. Mit größerer Berechtigung vielmehr wollte man in ihr eine physiologische Alterserscheinung sehen, und zwar in zweierlei Beziehung: einmal in dynamischer, indem mit der Verholzung die Fähigkeit zum Flächenwachstum und zur Zellteilung verloren gegangen sein sollte, zum andern in struktureller Hinsicht, indem die mit der Verholzung verbundene strukturelle Veränderung der ursprünglichen Zellulosemembran als irreversibel galt, d. h. eine einmal verholzte Membram sollte nicht wieder „entholzt“ werden können und somit für Wachstumsprozesse, wie sie „jüngere“ Membranen leisten können, unfähig sein. Aber gegen diese, insbesondere von Warburg und Schellenberg vertretene Anschauung sprechen gelegentlich in der Literatur niedergelegte Beobachtungen, so daß hier reichlich Unklarheiten bestehen. Die ganze Frage scheint mir jedoch grundsätzlich so wichtig zu sein, daß ausgedehnte Untersuchungen darüber

am Platze wären. Vorliegende kleine Arbeit, die ich wegen ungünstiger Verhältnisse nicht in dem wünschenswerten Maße ausbauen kann, bemüht sich dem angedeuteten Problem experimentell nachzugehen und will auf zwei dankbare Versuchsobjekte aufmerksam machen, nämlich Flachs und Hanf. (Versuchsmaterial stelle ich gern zur Verfügung). In Abschnitt II soll gezeigt werden, daß Verholzung keinerlei Hindernis für ein, sogar sehr intensives, Flächenwachstum vorstellt; in Abschnitt III wird der Nachweis gebracht, daß eine Entholzung und „Zellverjüngung" möglich ist. Daran sollen sich im vierten Abschnitt einige allgemeine physiologische Betrachtungen knüpfen.

Vorausgeschickt sei eine Literaturübersicht, die jedoch nur die Hauptarbeiten herausgreifen kann, sowie einige Bemerkungen zur Versuchsmethode und Untersuchungstechnik.

Nachdem in der älteren Literatur[1]) Angaben aufgetaucht waren, wonach verholzte Zellen teilungs- und wachstumsfähig sein sollten, war Warburg (49) der Erste, der unsere Frage zum ausdrücklichen Gegenstand einer Untersuchung machte. Er kam zu dem Ergebnis (S. 440), daß „ein prinzipieller Grund gegen Entstehung von Neugeweben aus einer verholzten Zelle nicht vorliegt", fährt dann jedoch fort, daß „bis jetzt noch als ausnahmslose Regel zu gelten hat, daß eine wirklich gut verholzte Membran der Expansionskraft des Zelleibes dauernde Hindernisse entgegenzusetzen vermag". Hierin vermutet er eine nicht unwichtige Funktion der Verholzung, da durch die Unfähigkeit der Zellen, sich auszudehnen und zu teilen, der Gesamtbau der Pflanze sehr viel größere Stabilität erlangen soll. — Kurz darauf wollte Schenck (36) bei Lianenstämmen beobachtet haben, daß auch verholzte Zellen, und zwar Belagzellen der Gefäße sowie Markstrahlzellen und Markzellen, zu einem „Dilatationsparenchym" wieder auswachsen können. Dieser Befund wurde jedoch von Warburg heftig angegriffen, er läßt jenes Gewebe aus der Rinde hervorgehen. Zu derselben Zeit erschien alsdann die eingehende Untersuchung von H. C. Schellenberg (35), von deren Ergebnissen uns hier interessieren: eine Zelle mit verholzten Membranen kann sich nicht mehr teilen; eine verholzte Membran zeigt kein Flächenwachstum und höchstwahrscheinlich kein Dickenwachstum mehr; die physiologische Bedeutung der Verholzung ist in der Tatsache zu suchen, daß eine verholzte

---

1) Zusammenstellung bei Warburg (49).

Membran kein Wachstum mehr zeigen kann. — Wie man sieht, ist der letzte Satz eine schärfere Formulierung dessen, was schon Warburg vermutet hatte. Schellenberg geht aber viel weiter und spricht mehrfach direkt vom Zweck der Verholzung: letztere tritt ein, damit die Zelle nicht mehr wachsen kann. Hiergegen machte Nathanson (25) mit Recht geltend, daß „in unzähligen Fällen potentiell wachstumsfähige Zellen und Gewebe ihr Wachstum einstellen können", ohne daß eine Verholzung dazu nötig ist; nicht die Verholzung reguliert das Wachstum, sondern sie wird im Gegenteil von ihm regulatorisch beeinflußt. Im übrigen aber nimmt auch er an, daß der Zellmembran mit Auftreten der Verholzung die Fähigkeit zum Flächenwachstum verloren geht. — Saito (33) will (für Bastfasern) in der Verholzung kein wachstumshemmendes, sondern nur ein mechanisch wirksames Mittel sehen, und Tine Tammes (45) lehnt auf Grund ihrer Beobachtungen an verholzten Bastfasern des Leins die Schellenbergsche Ansicht „als sehr spekulativ und unbegründet" ab, Pfeffer (29) hat sich dahin geäußert, daß man aus Wachstumsstillstand nicht ohne weiteres auf Wachstumsunfähigkeit schließen dürfe; wenn bis dahin kein Flächenwachstum für verholzte Zellen nachgewiesen sei, so könnten doch Ausnahmen möglich sein, evtl. nach einer entsprechenden Metamorphose der Membran. — Daß nun verholzte Membranen nachträglich überhaupt eine chemische Veränderung erfahren können, wissen wir aus mehreren Beispielen: bei der Gummosis und ähnlichen Prozessen durch die im Kirschgummi enthaltene Zytase (7), bei den Gallen von *Andricus Globuli* Hart. auf *Quercus* Umwandlung von sklerotischen Schutzzellen in dünnwandiges, unverholztes Nährgewebe (51), bei Bakterienbefall von *Erythrina*-Wurzeln Entholzung der Markstrahl- und Holzparenchymzellen (17). In den letzten Fällen handelt es sich allerdings schon um die Mitwirkung anderer Organismen in der lebenden Pflanze; daß verholzten Membranen überhaupt von Pilzen und anderen Mikroorganismen mit Hilfe von Enzymen die „inkrustierende Substanz" entzogen werden kann, ist ja aus zahlreichen Beispielen bekannt (4, 27). — Schließlich sei noch auf die Ansicht Küsters hingewiesen: er hält es für möglich, daß verholzte Zellen durch eine „Differenzierung" wieder wachstumsfähig werden (21), und hält gleichfalls eine kritische Nachuntersuchung der Schellenbergschen Ergebnisse für wünschenswert; neuerdings (22) äußert er sich dahin, daß „in der Anhäufung mancher Inkrustierungsmittel, vor allem des Holzstoffes

oder Hadromals" Altersbelastungen der Zellen gesehen werden dürfen. Auf weitere Hypothesen über die Bedeutung der Verholzung: Festigkeit und Dehnbarkeit (Sonntag), Wasserökonomie (Linsbauer), Nährsalzleitung (Casparis), Antisepticum (Czapek) kann hier nicht eingegangen werden.

Zur Versuchsmethode sei folgendes bemerkt: Versuchspflanzen waren *Linum usitatissimum* und *Cannabis sativa*, und zwar solche Sorten, die zur Bastfasergewinnung benutzt werden. Außer in Töpfen oder Kästen gezogenen kamen hauptsächlich feldmäßig angebaute Pflanzen zur Verwendung. Meine Versuche bestanden darin, daß die Stengel in verschiedener Höhe, meist etwa in der Mitte des Stengels, und an verschieden alten Pflanzen mit der Hand umgeknickt wurden, so daß der obere Teil erdwärts herunterhing. Darauf reagiert die Pflanze in zweierlei Beziehung: einmal wird, in etwa 5—16 Tagen, die orthotrope Stengelstellung wiederhergestellt, sodann aber treten an den Knickstellen erhebliche Verdickungen auf, die den Stengeldurchmesser bis aufs Doppelte anschwellen lassen können. (Photographien bei Schilling, 37.) Mit der Untersuchung dieser Veränderungen werden wir uns im folgenden zu beschäftigen haben. Am besten reagieren Pflanzen jüngeren Alters, etwa bis zur Blütezeit hin, langsamer solche, die in Fruchtbildung begriffen sind; überhaupt nicht solche, die kurz vor der natürlichen Reife stehen oder die zu tief unten geknickt sind, da dann offenbar das Gewicht des wieder aufzurichtenden Stengelteils zu schwer ist. Beseitigt man den Knick, indem man sofort den Stengel wieder aufrichtet und festbindet, so treten in den Fällen, die ich daraufhin beobachten konnte, nur sehr schwache oder überhaupt keine Anschwellungen der Achse auf. Alle geknickten Stengel überwanden den Eingriff, indem sie mit den unbehandelten Kontrollpflanzen zugleich normale Früchte ausbildeten und dann abstarben. Da es sich als unumgänglich notwendig erwies, ein möglichst lückenloses und zahlreiches Material zu bekommen, das die Veränderungen des Holzkörpers entwicklungsgeschichtlich zu prüfen erlaubte, wurden in einzelnen Versuchsreihen bis zu hundert Stengel (z. B. im Alter von 48 Tagen) an einem Tage gleichzeitig geknickt, und alsdann zuerst täglich, später in Abständen von wenigen Tagen je 3—8 Stengel zur Untersuchung vorgenommen. Diese erfolgte teils direkt an lebendem, teils an fixiertem Material (Alkohol, Carnoy, Juel, Kaiser) durch Hand- oder Mikrotomschnitte. Es sei ausdrücklich betont, daß sich die überraschenden Verände-

rungen der Holzzellen, z. B. die Entholzung, nur durch genaue fortgesetzte Kontrolle in ihren Einzelheiten erfassen lassen.

Für unsere Darstellung ist es von Nachteil, daß wir — abgesehen von der physiologischen Seite — auch über die chemische Seite der Verholzung bekanntlich sehr ungenügend orientiert sind. Wenn ich im folgenden von „Verholzung" spreche, so sei darunter jener Vorgang oder jene Wandbeschaffenheit verstanden, die sich mikrochemisch durch die Rotfärbung mit Phlorogluzin + Salzsäure zu erkennen gibt. Selbstverständlich wurden auch weitere „Holzreagentien" herangezogen: außer Chlorzinkjod, Anilinsulfat und Mäules Reagens nach Kobaltorhodanid (Casparis, 3), ferner Thymol, Resorcin und einige andere Benzolabkömmlinge. Jedenfalls glaube ich auf Grund dieser wechselseitigen Kontrolle sagen zu dürfen, daß das, was ich als „verholzt" ansehe, dem landläufigen botanischen Begriff entspricht[1]). Alle Abbildungen stammen von Präparaten, die in Plorogluzin + HCl lagen, falls nicht anders bemerkt.

Abschnitt II.

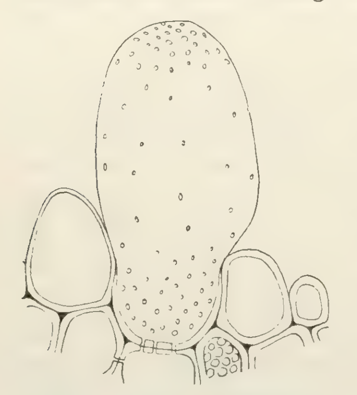
Flächenwachstum verholzter Zellen.

Die erwähnten Stengelanschwellungen kommen beim Flachs durch umfangreiche Gewebewucherungen zustande, deren kompliziertes Endstadium schon früher beschrieben wurde (Schilling, 37). Schon damals wurde darauf hingewiesen, daß — ebenso wie die Bastfasern (Schilling, 39) — auch die lebenden Dauerzellen des Holzes sich daran aktiv beteiligen. Nach meinen jetzigen entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen verläuft der Vorgang folgendermaßen: an solchen Stellen des Holzkörpers, wo trotz des Knickes das Xylemgewebe seinen Zusammenhang bewahrt hat, beginnen die Elemente des primären oder die des ältesten sekundären Xylems, ebenso auch verholzte Markzellen, sich radial zu strecken. Mit zunehmender Streckung ist ein Dünnerwerden der auf die Mittellamelle aufgelagerten Verdickungsschichten verbunden. Diese Membranverdünnung ist zunächst nicht sehr erheblich; man findet besonders in den Stengelzonen, die etwa 3—7 mm ober- oder unterhalb des eigentlichen Knickes liegen, solche deutlich radial

1) Rotfärbung mit Phlorogluzin + HCl zeigen bekanntlich auch Gummiarten usw. (Czapek 4, S. 673ff.), manche verkorkte Zellwände, Wurzelhaare, Mesophyll usw., so daß sich der chemische Begriff der Verholzung mit dem botanischen nicht immer deckt.

gestreckten, aber noch ziemlich dickwandigen Zellen, deren Wachstum auf diesem Stadium sistiert wird. Je näher man aber der Mitte der Stengelanschwellung kommt, desto intensiver wird das abnorme Wachstum; es treten im Holzkörper Interzellulargänge auf, die einzelnen Elemente trennen sich längs der Mittellamelle, runden sich ± ab und vergrößern sich sehr erheblich. Über das Schicksal der Mittellamellen habe ich genaueres nicht feststellen können; bald scheint ihr Verschwinden einer Resorption gleichzukommen, bald scheinen sie erhalten zu bleiben. Eine Entscheidung ist schwierig, da mit der Volumenzunahme der Zellen gleichzeitig deren Membranen so dünn werden, daß sie fast nicht dicker als die ursprüngliche Mittellamelle erscheinen. Das Endresultat dieser ersten Wachstumsperiode ist dann ein interstitienreiches, ± lockeres Gewebe, das zwischen Markkrone und dem übrigen Holz sich eingeschoben hat und den außen liegenden Holzkörper, der normal bleiben kann, an die Stengelperipherie radial hinausschiebt. Auf diese Weise kommt, unter gleichzeitiger Anteilnahme der Rindenelemente, die Anschwellung des Stengels zustande. An diesem Wachstum nun beteiligen sich aktiv alle Elemente des Holzkörpers außer den Gefäßen und, soweit wie es sich um ganz alte Stengelteile handelt, den Tracheïden; letztere, sofern sie in jüngeren Stengelregionen liegen, wachsen gleichfalls mit aus. Alle diese Elemente zeigen, sowohl im normalen Stengel zur Zeit der Knickung, als auch während ihres Wachstums sehr deutliche Holzreaktion. Die gleichen Wachstumserscheinungen sieht man, nur noch intensiver, dann auftreten, wenn durch den Knick, wie das häufig vorkommt, zwischen primärem Xylem einerseits und sekundärem Xylem andererseits ein Riß entstanden ist. In den hier befindlichen, oft erheblich großen Hohlraum wachsen alsdann die ältesten Holzelemente des sekundären Xylems zentripetal hinein und füllen ihn aus. Die Endprodukte sind hier wie im ersten Fall stark vergrößerte, dünnwandige Zellen von wechselnder Form: kugel-, schlauch-, keulenförmig usw. Das ganze Gewebe macht durchaus den Eindruck einer hypertrophischen oder kallusähnlichen Zellmasse, wie sie uns sonst aus der pathologischen Anatomie bekannt ist, nur daß es sich hier um verholzte und, ohne Vermittelung des Kambiums, direkt aus dem Holze hervorgegangene Produkte handelt. Bei der morphologischen Gestaltung der Einzelzellen spielt außer ihrer Ausgangsform die Raumfrage entscheidend mit; die direkt an den Hohlraum grenzenden, ihrer alten Nachbarzellen

beraubten Elemente haben Platz und schwellen zu riesigen Kugeln oder Blasen an; solche, die dahinter noch im Zellverband liegen, sind anfangs mehr zu einer lediglich radial orientierten Wachstumsrichtung genötigt und platten sich gegenseitig ± ab. In späteren Stadien verwischen sich mit zunehmender Lockerung des Zusammenhanges diese Unterschiede. Aus verschiedenen Umständen kann man auch entnehmen, daß an einer einzelnen Zelle sich die Membran höchst ungleichmäßig am Flächenwachstum beteiligt. So finden sich Markstrahlzellen, die einen becherförmigen „Fußteil“ haben, dessen Durchmesser und Wanddicke fast noch derjenigen der ursprünglichen Zellform entspricht, während die daran anschließende übrige Membran zu einer riesig vergrößerten, sehr dünnwandigen Blase ausgedehnt worden ist (vgl. Fig. 1). Ebenso finden sich (auf Längsschnitten) Fasertracheïden, deren eine Längswand noch normale Dicke aufweist. Diese Wachstumsverhältnisse, die denen bei der Thyllenbildung entsprechen, zeigen sich ebenso bei den später zu besprechenden Markzellen. Fernerhin spricht das Verhalten der Tüpfel für das Vorhandensein von ungleich starken Wachstumsfeldern. Im allgemeinen ist es so, daß mit steigender Flächenvergrößerung der Membran die Tüpfel ungefähr gleichmäßig auch ihren Abstand vergrößern; dabei scheinen sie, entsprechend der Membranverdünnung, einem „Abschmelzungsprozeß“ zu unterliegen, der, wie ich dies besonders an wachsenden Markzellen gesehen zu haben glaube, manchmal bis zu ihrem vollständigen Verschwinden geht. Es finden sich aber auch Zellen, bei denen z. B. die Kappe einer in einen Hohlraum hineinwachsenden riesigen Markstrahlparenchymzelle ihre Tüpfel im alten Abstand trägt, während die anschließenden Membranpartien nur vereinzelte, weit auseinander gerückte Tüpfel erkennen lassen. Man hätte also hier interkalares Wachstum vor sich, wenn man nicht die an sich unwahrscheinliche Annahme machen will, daß an der isoliert in den Stengelhohlraum hineinragenden Zellkappe Neubildung von Tüpfeln erfolgt sei. Man muß hier sehr genau auf das jeweilige Entwicklungsstadium achten; denn, wie wir sehen werden, diese hypertrophierten Holzzellen sind


Fig. 1. Flachs, Querschnitt. Hypertrophierende verholzte Markzelle mit becherförmigem Fußteil.

später, nachdem der erste Wachstumsschritt dieser Gewebewucherungen beendet is, sehr wohl imstande, Tüpfel und andere Neubildungen zu schaffen. Bemerkenswert erscheint mir fernerhin, daß sich in dieser wuchernden Holzzone auch Gewebekomplexe finden, deren Elemente (Markstrahlparenchym, Fasertracheïden, Gefäße) sich gar nicht aktiv beteiligen, sondern Form, Wanddicke und Zusammenhang bewahrend, als isolierte Inseln im dünnwandigen Wuchergewebe liegen und z. T. weithin verlagert werden, wie sonst die Gefäße allein. Eine Erklärung dafür, weshalb hier die auf die Nachbarzellen wirksamen Reize kein Wachstum auslösten, habe ich einwandfrei nicht gefunden (vgl. weiter unten). — Über das Verhalten von Kern und Protoplasma habe ich keine genaueren Untersuchungen anstellen können; beide Zellelemente sind jedenfalls oft sehr viel mehr in die Augen fallend als in den normalen Zellen, das Plasma reichlicher und dichter und in alten Holzwucherzellen zahlreiche, grünliche, kleine Körper einschließend, die mit Sudan III positiv reagieren. Wie zu erwarten, tritt oberhalb der Stengelknickung, aber auch unterhalb, in den meisten Geweben zunächst Stärkestauung ein, die später bei starker Wucherung zurückgeht. Als besonders plasmareich erwiesen sich solche Zellen des Holzkörpers, die im Verlaufe des Flächenwachstums allmählich ihre Verholzung gänzlich einbüßten, wie ich dies 10—14 Tage nach der Stengelknickung beobachtet habe (vgl. weiter unten). Die Wände solcher Zellen zeigen reine Zellulosereaktion, die Zellen selbst ein außerordentlich intensives Wachstum, und hier tritt unzweifelhaft auch Zellteilung auf. Eine genauere Prüfung, inwieweit es überhaupt dieser durch die Zellwandmetamorphose erfolgten „Verjüngung" der verholzten Zellen bedarf, um Zellteilungen zu gestatten, möchte ich anderen Untersuchern überlassen; von den jetzt zu besprechenden Markzellen sind nämlich auch verholzte imstande, Querwände anzulegen. Das Mark im normalen Stengel ist heterogen, es gliedert sich in eine innere, den zentralen Hohlraum des Stengels umkleidende Zone von großen, dünnwandigen, unverholzten Zellen, die meist nur eine Zellschicht stark sind, Interzellularen aufweisen und mit zunehmendem Alter absterben; im mittleren und unteren Stengelteil sind sie schon mehr oder weniger stark desorganisiert. Zwischen dieser Schicht und dem primären Xylem liegt die uns interessierende äußere Markzone, die aus dickwandigen, stark verholzten und reich getüpfelten, in festem Verbande liegenden Zellen besteht. Diese Zellen nun reagieren

auf Stengelknickung gleichfalls mit einem intensiven Flächenwachstum, das zuerst in radialer, später auch in anderen Richtungen einsetzt. Die so entstehenden Zellen stellen riesige Blasen oder Schläuche vor, deren Volumenzunahme nach meiner Schätzung das 20—50fache betragen kann; sie wachsen zentripetal in die Markhöhle hinein, dabei das innere, dünnwandige Mark vor sich herschiebend und zusammenpressend, und können den ganzen Stengelhohlraum vollständig ausfüllen. Sie erweisen sich in allen Stadien gleichfalls als verholzt. Doch habe ich auch hier in wenigen Fällen bei vereinzelt liegenden Zellen eine spät auftretende Entholzung bemerkt. Die Anlage von dünnen, mit Chlorzinkjod sich violett färbenden Querwänden (in tangentialer Richtung) läßt sich in solchen sowie in den verholzten Zellen sowohl bei Beginn als auch im Verlaufe der Streckung gelegentlich beobachten (vgl. Fig. 2).

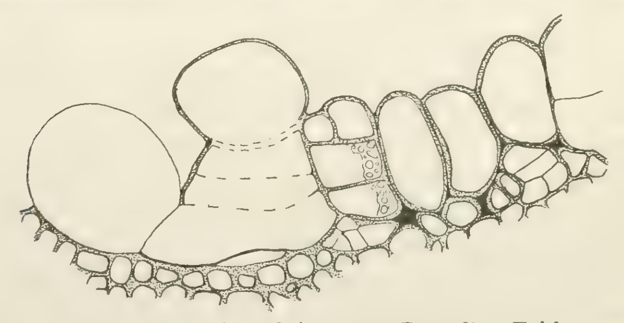


Fig. 2. Flachs, Querschnitt aus 30 Tage altem Knick. Teilungen verholzter Markzellen, drei Zellulosemembranen sind durch Strichelung angedeutet.

Diese ganze erste, Mark, Holz und Rinde ergreifende Wachstumsperiode ist gekennzeichnet durch die Schnelligkeit und Intensität, mit der alle lebenden Elemente in die Veränderungen hineingezogen werden; man ist erstaunt, wenn man bei der täglichen Untersuchung findet, welche großen, man möchte fast sagen stürmischen Wachstumsleistungen vollbracht werden, und das von Zellen, denen die Wachstumsfähigkeit überhaupt abgesprochen wurde. In manchen Fällen wird z. B. innerhalb von 10 Tagen der ganze Xylemring an einer Stelle vollständig in hypertrophierte Zellen umgewandelt, also auch das primäre Xylem, von dessen Zellen man ein Nichtreagieren noch am ehesten erwarten könnte.

Bei diesen ganzen Vorgängen muß gleitendes Wachstum eine bedeutende Rolle spielen. Man sieht nicht nur, wie z. B. eine

tiefer im Holz oder Markkörper gelegene Zelle als einzelne inmitten normaler Geschwisterzellen plötzlich sich radial gestreckt und dabei auf ihren Nachbarzellen entlanggeglitten sein muß, sondern man hat auf Serienschnitten auch den Eindruck, als ob ganze Gewebekomplexe, von starker Streckung ergriffen, sich am normalen Holz entlanggeschoben, ja sogar durch normal bleibendes Gewebe (z. B. Mark) sich einen Weg gebahnt haben, indem sie durch eine längs der Mittellamelle entstehende radiale Längsspalte hindurchgewachsen sind. Inwieweit hier wirklich „infiltrierendes Wachstum" vorliegt, konnte ich nicht genauer untersuchen.

Zur Ergänzung sei bemerkt, daß auch das Kambium sich an den Neubildungen energisch beteiligen kann, indem es Lagen von Wundholz bildet; da seine Wachstumsintensität nicht an allen Stellen gleich ist, verleiht der neue Zuwachs dem ganzen Holzkörper ein sternförmiges oder gelapptes Aussehen auf Querschnitten. Seltener geht das Kambium in der Bildung von dünnwandigen hypertrophischen Zellen auf.

Auch der Hanfstengel reagiert auf Knickung mit intensivem Flächenwachstum verholzter Zellen, und auch hier findet sich die mit den bisherigen Anschauungen unvereinbare Erscheinung, daß gerade die ältesten Elemente des Holzes, nämlich die innerste Zone des sekundären Xylems und das ganze primäre Xylem, vom Wachstum ergriffen werden. Schon nach wenigen Tagen (2—5) beginnt eine radiale oder dort, wo die primären Gefäßbündel locker an das Mark angrenzen, eine vorwiegend tangentiale Streckung aller Elemente (außer den Gefäßen), auf die sofort eine geradezu verblüffend schnelle Verwandlung dieser ganzen Zonen in dünnwandiges, großzelliges Wuchergewebe einsetzt. Von den Orten der primären Gefäßbündel schieben sich nach innen zu ganze Komplexe von Wucherzellen in das (unverholzte) Mark hinein; nach außen zu drängen sie gegen das sekundäre Xylem, das seinerseits ebenfalls wuchert, wobei immer neue Schichten, in fortschreitender Richtung auf das Kambium zu, von der Veränderung ergriffen werden. Hierbei tritt nicht nur ansehnliche Zellvergrößerung, sondern auch Zellteilung in stärkstem Maße auf, und es kann sich das ganze Gewebe allmählich entholzen, so daß sich allerhand Übergänge finden von Hypertrophie zur Hyperplasie einerseits, von verholzten Wucherzellkomplexen zu solchen, die reine Zellulosereaktionen in ihren Zellmembranen zeigen andererseits (vgl. Abschnitt III). Auch die unverholzten Markzellen werden

zu umfangreichen Wucherungen und Teilungen angeregt, sie füllen mehr oder weniger stark die zentrale Stengelhöhle aus; in späteren Stadien verholzen diese Wucherungen vollständig. Erwähnt sei, daß ebenso Rindenelemente sich vergrößern und teilen können; besonders schön zeigen dies die Kollenchymstränge. Fig. 3 mag eine Vorstellung davon geben, mit welcher Intensität der Holzkörper umgewandelt wird; der Querschnitt stammt aus einem 13 Tage alten Knick, man erkennt vom primären Xylem nur noch zwei kleine Gruppen dickwandiger Elemente, davon eine mit Gefäßen, die andere mit toten Zellresten (punktiert). Schließlich sei noch darauf hingewiesen, daß die entstehenden Teilungswände sehr unregelmäßig orientiert sein können, und daß bei der Zersprengung des Xylems Gruppen von Holzelementen erhalten bleiben können, die auch in den spätesten Stadien bis zum natürlichen Tod der Pflanze keinerlei Wachstum zeigen, sondern unverändert im hyperplastischen Gewebe liegen bleiben. Über das Schicksal der unverholzten Anteile der primären Gefäßbündel sei bemerkt, daß auch das Parenchym sich sehr lebhaft an den Wucherungen beteiligt, während die Phloëmelemente dabei in der Regel zerquetscht zu werden scheinen und nur stellenweise mit auswachsen.

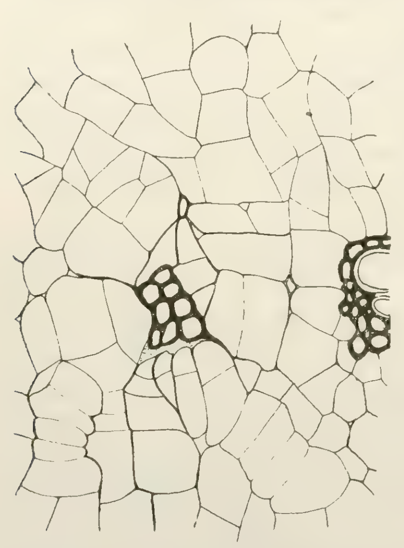


Fig. 3. Hanf, Querschnitt aus 13 Tage altem Knick durch das primäre Xylem.

Auf diese erste Wachstumsperiode beim Flachs, die, soweit das Xylem in Frage kommt, durch die beschriebene ausgesprochene Hypertrophie der Holzzellen resp. durch Neuanlage von Wundholz durch das Kambium gekennzeichnet ist, folgt eine zweite, in der das intensive Flächenwachstum sistiert wird, die vergrößerten Holzzellen jedoch noch weitere Veränderungen zeigen können; gleichzeitig kann dann noch eine starke Entholzung des sekundären Xylems eintreten, worüber in Abschnitt III berichtet wird. Während viele der dünnwandigen verholzten Riesenzellen, insbesondere diejenigen, die in lockerem Verbande liegen, bis zum Absterben des einjährigen Stengels keine weiteren Veränderungen ihrer Mem-

branen erkennen lassen, bemerkt man an solchen Stellen, wo sie in festerem Zusammenhange stehen, ein nachträgliches Dickenwachstum der dünnen Membran und die Anlage von neuen Tüpfelkanälen, die mit denen der eng anliegenden Nachbarzellen korrespondieren. Fig. 4 zeigt solche Elemente, die aus einer 41 Tage alten Stengelanschwellung vorsichtig isoliert wurden. Zu dieser Zeit ist der Stengel längst wieder orthotrop, und vielleicht sind für einzelne Holzpartien bestimmte Korrelationsstörungen, wie z. B. die Leitungsvorgänge, wenn auch nicht wieder normal, so doch wenigstens derartig ausgeglichen, daß nunmehr das Eigenwachstum der Zelle wieder gehemmt und reguliert wird (vgl. Abschnitt IV). Die Bilder zeigen auch deutlich, zu welch bizarrer Formbildung die Fasertracheïden und Markstrahlzellen befähigt sind, ebenso ihre gewaltige Größenzunahme; manche Fasertracheïden haben an einem Ende noch die Spindelform behalten, während der andere Zellenteil beträchtlich gewachsen, sogar lappenförmig verzweigt ist. Ob nicht noch weitere Differenzierungen möglich sind, lasse ich dahingestellt; der Flachstengel erreicht normalerweise nur ein Alter von 100—115 Tagen; auch meine geknickten Exemplare starben zu dieser Zeit mit den Kontrollpflanzen ab. Sofern es meine Zeit gestattet, möchte ich versuchen, die Lebensdauer durch Entfernung der Fruktifikationsorgane zu verlängern und die Holzzellen weiter zu beobachten. Auch Versuche mit mehrjährigen Arten kämen hier in Betracht (vgl. S. 25).

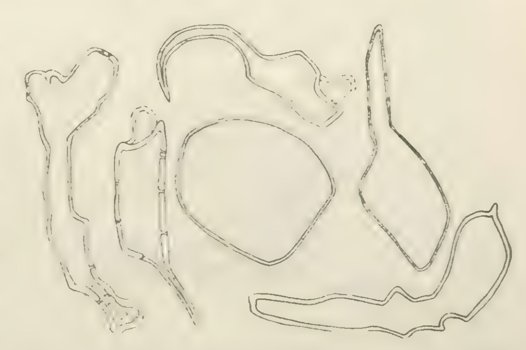


Fig. 4. Flachs, veränderte Holzelemente aus 41 Tage altem Knick.

Abschnitt III.

Entholzung verholzter Zellen.

Zunächst sei noch einmal auf die eben schon erwähnten Verhältnisse beim Flachs zurückgegriffen. Fig. 5 gibt den Querschnitt durch einen jüngeren Stengelknick (12 Tage alt) wieder: das sekundäre Xylem wird durch Hypertrophie seiner Zellen aufgelöst. Dabei

sind die an das primäre Xylem angrenzenden Elemente noch regelrecht verholzt, die weiter nach außen hin liegenden jedoch mit dünnen Zellulosewänden versehen. Das Bild zeigt übrigens auch den von mir nicht häufig gefundenen Fall, daß das Kambium gleichfalls mit auswächst. Meistens bleibt es erhalten und bildet Wundholz. Fig. 6 bringt alsdann ein älteres Stadium aus einem 36 Tage alten Knick. Unverändert erweist sich auch hier noch der Ring des primären Xylems *(Hp)*, während nach innen das Mark *(M)* und nach außen das sekundäre Holz *(Hs)* zu großen verholzten Blasenzellen ausgewachsen sind (*i* = der durch Knickung entstandene Hohlraum). Das sekundäre Holz nun erweist sich außerdem stark zerklüftet durch dünnwandige, radialgestreckte und reine Zellulose-

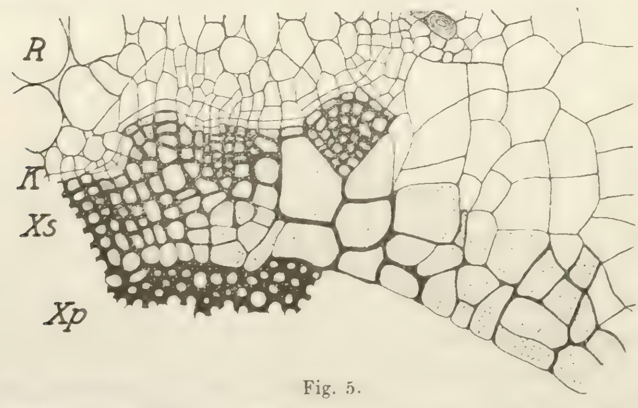


Fig. 5.

Flachs, Querschnitt aus 12 Tage altem Knick. *R* = Rinde, *K* = Kambium, *Xs* = sekundäres, *Xp* = primäres Xylem. Zellen mit verholzten Wandungen sind punktiert.

reaktion ergebende Zellen *(Z)*. Verfolgt man die tägliche Entwicklungsgeschichte, so findet man, daß nach mehr oder weniger starker Streckung die Holzzellen ziemlich schnell ihre Verholzung verlieren und dann ein rapides Streckungswachstum verbunden mit gleichzeitigen Zellteilungen entfalten. Dabei können Gruppen von verholzt bleibenden Zellen stark verlagert werden. Die Zellteilung kann manchmal so lebhaft sein, daß man ein kambiumähnliches Meristem vor sich zu haben glaubt. Die von Pfeffer (29) ausgesprochene Vermutung besteht also zu Recht: auch verholzte Zellen sind zu Teilungen befähigt, nachdem sie einen Entholzungsprozeß durchgemacht haben. In ganz späten Stadien können die so entstandenen Teilungsprodukte ihre Zellulosemembranen ansehnlich verdicken. Weiterem konnte ich nicht nachgehen.

Sehr interessant liegen die Verhältnisse beim Hanf. Während ich über den eigentlichen Entholzungsprozeß bei den Zellen des Flachses nur sagen kann, daß er während oder nach erfolgtem Flächenwachstum sich bemerkbar macht, indem mit Dünnerwerden der Membran die Rotfärbung mit Phlorogluzin + HCl ganz allmählich immer schwächer, dafür die Zellulosereaktion immer deutlicher wird, lassen sich beim Hanf außer dieser Erscheinung noch weitere beobachten. Zunächst kann es vorkommen, daß große zusammenhängende Partien im sekundären und primären Xylem, ohne zunächst weitere wesentliche Veränderungen zu zeigen, die Holzreaktion nicht mehr geben; solche Gewebekomplexe fallen sofort auf bei Anwendung der verschiedenen Holzreagentien. Ich glaubte zuerst, daß aus irgend einem Grunde die Verholzung schon im normalen, ungeknickten Stengel unterblieben sei, wie dies ja z. B. für Urticaceen, Apocynaceen und andere Familien angegeben wird (Solereder, 42, S. 388). Doch konnte ich für diese Annahme keine Bestätigung finden (es handelt sich hierbei, was ausdrücklich betont sei, nicht etwa um die jüngsten, vom Kambium gebildeten Elemente, sondern um älteres sekundäres und primäres Xylem). Vorstellbar wäre auch, daß im geknickten Stengel der neue, vom Kambium gebildete Zuwachs unverholzt bliebe; auch das bestätigte sich nicht. Die genauen Prüfung führte dann zur Aufstellung des in Fig. 7 wiedergegebenen Entholzungsschemas, das sich auf Quer-

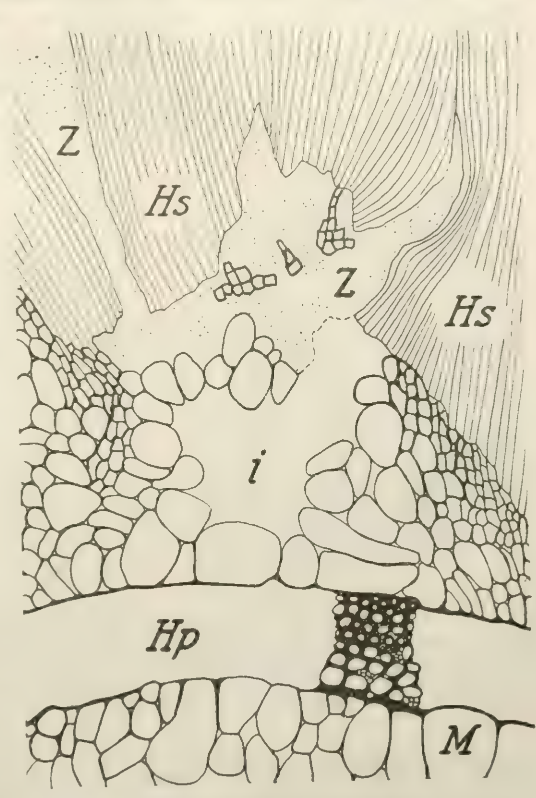


Fig. 6. Flachs, Querschnitt. Erklärung im Text.

schnittsansichten von Holzprosenchym bezieht. Diese Zellen können beim Hanf noch die Eigentümlichkeit haben, daß sie außer der verholzten primären Membran eine ansehnliche sekundäre besitzen, die ganz oder doch fast ganz aus Zellulose besteht; sie läßt mehr oder weniger deutliche Schichtung erkennen und löst sich beim Schneiden leicht los, so daß sie mit der primären Membran offenbar nur in lockerem Zusammenhange steht. In den Stadien *a—c* erfährt die Membran zunächst, ohne Wachstum zu zeigen, eine chemische Veränderung, indem der „Holzstoff" allmählich ganz verschwindet. Dann setzt Streckung ein, an dem in vielen Fällen auch die sekundäre Membran noch teilnimmt *(d)*; dabei verlieren die Zellen mehr

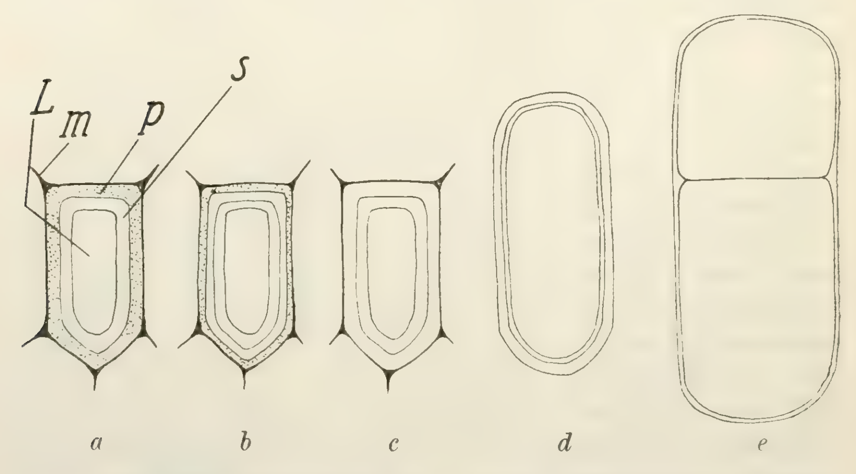


Fig. 7. Hanf. Schema der Umwandlung einer verholzten Prosenchymzelle in eine unverholzte Wucherzelle durch homogene Entholzung. Verholzte Membranpartien sind punktiert. *m* = Mittellamelle, *p* = primäre, *s* = sekundäre Membran, *L* = Lumen.

oder weniger ihren festen Zusammenhang, indem die stark verholzten Mittellamellen nebst Zwickeln verschwinden, die Zellkanten sich abrunden und reichlich Interzellularen entstehen. Weiterhin folgt *(e)* Teilung und vollständige Resorption der sekundären Membran, unter gleichzeitigem Dünnerwerden der primären. Im Endstadium sieht man alsdann statt des dicken verholzten Xylems ein dünnwandiges, durch zahlreiche Teilungen ausgezeichnetes, mächtiges, hyperplastisches Wuchergewebe, dessen Membranen nachträglich in ganz alten Knicken wieder verholzt werden können. Fig. 8 zeigt einen Querschnitt durch das älteste sekundäre Xylem; ein Teil entspricht dem Zustand *c*, nur daß hier die sekundären

Membranen fehlen, er liegt scharf abgegrenzt im sonst normalen verholzten Gewebe. In einem andern Teil hat Zellteilung stattgefunden; die neuen Tangentialwände ergeben Zellulosereaktion, die alten radial ausgezogenen Wände Holzreaktion. Zwei Gefäße sind erfüllt von Thyllen; letztere sind anfangs noch unverholzt, später verholzt. — Die eben geschilderte Entholzung, die, weil sie gleichmäßig die ganze Zellmembran ergreift, als „homogene Entholzung“ bezeichnet werden mag, läßt sich ebenfalls sehr schön rings um die primären Xylemanlagen verfolgen. Als bemerkenswert ist noch nachzutragen, daß primäre und sekundäre Holzelemente in der Nachbarschaft solcher homogen entholzten Gewebepartien ganz außerordentlich reich mit Stärke erfüllt sind und sich auch dadurch von den ganz oder fast ganz stärkefreien entholzten Partien abheben. Ließ man diese Gewebe (dünne Handquerschnitte) 16 Stunden im Chlorzinkjod liegen, so quollen aus dem Lumen der Zellen violettgefärbte, bis zu mehreren Millimetern lange Schläuche heraus, die aus verquellenden Stärkekörnern zusammengesetzt waren; ob etwa auch die sekundäre Membran bei der Bildung beteiligt war, konnte ich nicht untersuchen. — Der homogenen Entholzung soll die partielle gegenübergestellt werden. Schon aus dem zu Fig. 8 Gesagten geht hervor, daß wir Zellen vorfinden, die zu einem Teil aus verholzten, zum andern Teil aus unverholzten Wänden bestehen können. Dabei sind aber die unverholzten Wände Neuanlagen, also nicht durch Entholzung zu ihrem Zellulosecharakter gekommen; nur von der letzten tangential verlaufenden Wand in einem solchen Zellteilungszuge wird man annehmen dürfen, daß sie der alten verholzten Primärmembran entspricht, die nunmehr als dünne Zellulosemembran auftritt, also entholzt sein muß. Viel anschaulicher läßt sich eine partielle Entholzung in gewissen Xylempartien beobachten, die nur Streckung, aber noch keine Teilung aufweisen. Fig. 9 soll diesen Vorgang schematisch wiedergeben.

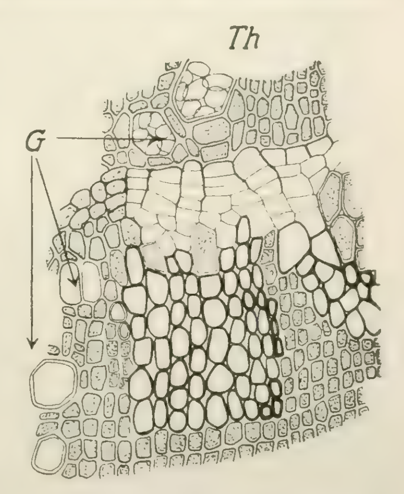


Fig. 8. Hanf, Querschnitt. Entholzung und Teilungen im Xylem. Das Lumen von verholzten Zellen ist punktiert. G = Gefäße, Th = Thyllen.

Hier behalten die tangentialen Membranen unverändert ihre Dicke und Verholzung, die radialen Wände geben reine Zellulosereaktion und werden mit zunehmender radialer Streckung der Zelle immer dünner. Vielleicht spielt die in der Literatur bewiesene geringere Dehnbarkeit verholzter Membranen bei der Formwandlung unserer Zellen eine Rolle, indem die dicken verholzten Tangentialwände sich zunächst passiv verhalten, während die entholzten Radialwände, wenigstens im Anfangsstadium, Dehnung erfahren und später erst aktives Wachstum entfalten. Es gewährt einen eigentümlichen Anblick, wenn man auf solchen, mit Phloroglucin + HCl behandelten Querschnitten auf weite Strecken hin im Xylem alle Tangentialwände dunkelrot, alle Radialwände aber leuchtend weiß erscheinen sieht. Später werden alsdann auch die Tangentialwände entholzt,

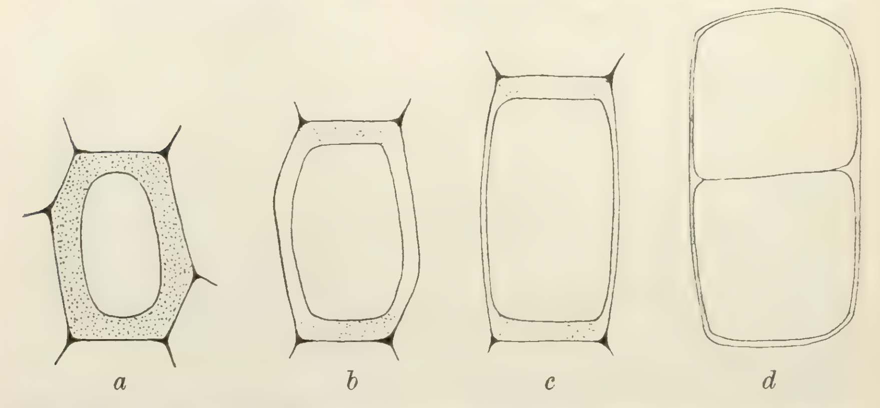


Fig. 9. Hanf. Schema der Umwandlung einer verholzten Prosenchymzelle durch partielle Entholzung in eine unverholzte Wucherzelle. Verholzte Membranpartien sind punktiert.

und das Xylem wird in dünnwandiges Wuchergewebe umgewandelt. Bei all diesen Vorgängen habe ich mir weiter die Frage vorgelegt, ob nicht auch die Wandungen der toten Gefäße entholzt werden könnten; ich möchte eine verneinende Antwort geben, obschon ich meiner Sache hierin nicht ganz sicher bin. Wenn man im unverholzten Wuchergewebe des Xylems nach ihnen sucht, so findet man sie jedenfalls in verholztem Zustande vor. — Eine weitere Schilderung der ganzen sehr komplizierten, sicherlich an interessanten Einzelheiten reichen Veränderungen im Stengel zu geben, lag nicht in meiner Absicht. Wir können unsere anatomischen Beobachtungen schließen, nachdem wir gefunden haben, daß verholzte Zellen wachstumsfähig sind, und wollen uns nunmehr einigen kurzen physiologischen Betrachtungen widmen.

Abschnitt IV.

Physiologische Betrachtungen.

Als Ergebnis unserer Untersuchung haben wir zunächst gefunden, daß Zellen des Holzkörpers in verholztem Zustande experimentell zu Flächenwächstum und Teilung angeregt werden können. Man darf also aus dem Wachstumsstillstand nicht ohne weiteres auf Wachstumsunfähigkeit schließen. Wir haben weiterhin gesehen, daß die Entwicklung einer Kambiumzelle zu einer jugendlichen unverholzten Holzzelle und weiter zur verholzten Holzzelle auch insofern keinen Abschluß bedeutet, als es gelingt folgende Entwicklungsreihe zu erhalten: Kambium, jugendliche Holzzelle, verholzte Holzzelle, entholzte Holzzelle, entholzte Wucherzelle, verholzte Wucherzelle. Das bedeutet, daß der Verholzungsprozeß reversibel ist und vom Wachstum reguliert wird. Nehmen wir zu diesen beiden Beobachtungen noch die schon von Nathansohn betonte Tatsache hinzu, daß es in unzähligen Fällen gar nicht der Verholzung bedarf, um das Wachstum hintanzuhalten, so kommen wir zu dem Schluß: die physiologische Bedeutung der Verholzung ist nicht darin zu suchen, daß durch Verholzung das Wachstum verhindert werden soll. Somit ist diese von Warburg und Schellenberg gegebene und in die Literatur übernommene Erklärung für die Funktion der Verholzung nicht mehr haltbar; wenigstens für unsere beiden Versuchspflanzen, denn es fragt sich sofort, ob wir die an Flachs und Hanf erzielten Resultate ohne weiteres verallgemeinern dürfen. Wir müssen uns zunächst daran erinnern, daß beide Versuchspflanzen, gemessen an Sträuchern und Bäumen, recht kurzlebig sind: beträgt doch die Vegetationsdauer für Flachs nur 100—110 Tage, für Hanf etwa 150 Tage[1]). Daraus ließe sich der Einwand ableiten, daß die Verholzung einer Zelle doch ein physiologischer Altersprozeß sei, der allerdings so langsam vorwärtsschritte, daß sich seine Wirkung nicht schon nach Monaten oder innerhalb einer einzigen Vegetationsperiode zeigte, sondern erst nach Jahren oder nach mehreren Vegetationsperioden. In der Tat liegt ja ein fast unübersehbares Beobachtungsmaterial vor, aus dem hervorzugehen scheint, daß bei experimentellen Eingriffen oder bei pathologischen Bildungen [vgl. die bei Küster (21) angeführte Literatur] das Xylem unserer Holzgewächse sich als

1) Für normalen Faserflachs und Hanf bei uns in der Niederlausitz.

gänzlich reaktionsunfähig erweist. Aber gegen diesen Gedankengang ließe sich manches geltend machen.

Ist zunächst schon vom rein theoretischen Standpunkt aus nicht einzusehen, warum sich eine Pflanze, der vermöge ihrer inneren Organisation nur eine Lebensdauer von 100 Tagen beschieden ist, sich hinsichtlich Verholzung und Wachstumsfähigkeit dieser Zellen grundsätzlich anders verhalten sollte als etwa ein aus derselben Familie stammendes mehrjähriges Gewächs, so zeigt ebenso die praktische Erfahrung nach den bisherigen Untersuchungen, daß hier ein grundlegender Unterschied zwischen Ein- und Mehrjährigen nicht vorliegen kann: wäre das wirklich der Fall, so hätte das längst bemerkt werden müssen und wäre insbesondere Warburg und Schellenberg nicht entgangen. Dagegen spricht ferner die weit verbreitete Erscheinung, daß ältere verholzte Zellen sich die Fähigkeit zur Thyllenbildung bewahren, also auch in Mehrjährigen wachstumsfähig bleiben können. Und schließlich vermögen wir weder mikroskopisch noch chemisch greifbare Unterschiede zwischen den verholzten Membranen von einjährigen und ausdauernden Gewächsen nachzuweisen. Hier macht sich allerdings störend bemerkbar, daß „Verholzung“ immer noch ein ungeklärter chemischer Sammelbegriff ist. Denn wenn jemand die Anschauung vertreten wollte, daß möglicherweise von Gattung zu Gattung, ja von Spezies zu Spezies die „Verholzung“ anderer chemischer Natur sei, die wir mit unseren bisherigen Hilfsmitteln noch nicht nachweisen könnten, und daß hierauf die Unterschiede in der Reaktionsfähigkeit beruhten, so ließe sich von chemischer Seite aus wenig dagegen, aber auch wenig dafür sagen[1]). Von botanischer Seite aus könnte man zur Klärung der Frage innerhalb der Gattung *Linum* die Reaktionsfähigkeit ein- und mehrjähriger Arten vergleichen[2]) und weiterhin noch einmal sonstige Einjährige prüfen[3]).

Die Reaktionsfähigkeit hängt ferner ab vom Vorhandensein eines reaktionsfähigen Protoplasten, und es erhebt sich die Frage, ob nicht hierin irgendwie eine Erklärung für das Ausbleiben des Wachstums zu suchen wäre. Als reaktionsunfähig sind ohne weiteres

1) Analysen des Flachs- und Hanfholzes gaben Schwalbe und Becker in Ztschr. f. angew. Chemie 1919, Nr. 34.

2) Z. B. das strauchförmige *Linum arboreum*, oder von weiteren Arten auch *L. perenne, maritimum, capitatum*.

3) *Cirsium*, *Vicia* u. *Brassica* reagierten bei mir bisher nicht. Vielleicht empfehlen sich schnellwachsende Gewächshauspflanzen, die mir nicht zur Verfügung stehen.

alle abgestorbenen Elemente des Holzes und Markes gekennzeichnet, und somit scheiden beträchtliche Gewebepartien der Mehrjährigen hier aus. Nach Fritzsche (5) haben Holzfasern „im allgemeinen eine Lebensdauer von etwa 8 Wochen; nur in wenigen Fällen bleibt ein Teil den Winter über lebend. Bei *Salix* starben sie erst im Herbst des dritten Jahres ab". Bei den echten dikotylen Kernhölzern bleiben sämtliche Parenchymzellen, Ersatzfasern, Faserzellen und Markstrahlzellen bis zur Kernholzbildung lebend. Der Übergang vom Splint zum Kernholz erfolgt innerhalb von 1—3 Jahresringen. Bei den dikotylen Splinthölzern sterben meist die lebenden Elemente allmählich ab, z. T. schon vom 1. Jahresring an. Puchinger (52) schließt aus ihren Beobachtungen, daß sklerotisierte Zellen in lebenden Organen nicht vorzeitig, nach Ausbildung der Wandverdickung absterben. In Stämmen schwankt die maximale Lebensdauer der Sklereïden zwischen 2 und 4 Jahren. Und nach Janssonius (53) sollen bei dem tangentialen Wachstum auch in älteren Zweigen die Rindenelemente, darunter auch Bastfasern und Idioblasten, sehr wohl wachstums- bezw. teilungsfähig sein. Demnach ist es notwendig, sich von Fall zu Fall zu vergewissern, ob überhaupt ein lebender Protoplast vorhanden ist, ehe man aus dem Verhalten einzelner Versuchsobjekte allgemeine Schlüsse auf die Wachstumsfähigkeit verholzter Zellen zieht. Offenbar bleiben für unsere Betrachtung hauptsächlich nur jüngere verholzte Zellen übrig, die lebend sind; aber gerade von ihnen wird fast durchweg angegeben, daß sie sich an der Bildung von Kallus oder sonstigen Wucherungen nicht beteiligen (Tittmann 46, Krieg 20, Simon 41). Nach Tompa (47) und Stoll (44) sollen allerdings an das Kambium angrenzende Holzparenchymzellen auswachsen können[1]). Vorstellbar wäre, daß, wenn schon nach etwa 8 Wochen die Holzfasern absterben, bereits geraume Zeit vorher, also in einem recht jungen Stadium, der Zellinhalt degenerative Veränderungen erfährt, die die junge Zelle reaktionsunfähig machen. Aber gegen eine derartige spezifische Reaktionsunfähigkeit verholzter Zellen sprechen die in der Einleitung genannten Angaben einzelner Autoren und meine eigenen Befunde. Ebenso nahe liegt es, die Ursache für das Ausbleiben der Reaktion nicht in den Determinations-, sondern in den Realisationsfaktoren[2]) zu suchen, sich also die Frage

1) Vermutlich handelt es sich um Zellen, deren Verholzung noch nicht beendet ist. Die beiden Originalarbeiten konnte ich nicht einsehen.

2) Im Sinne von Roux (32).

vorzulegen, ob unsere Zellen über die nötige „potentielle Wachstumsenergie“ verfügen, und welche auslösenden Faktoren auf sie wie auf die reagierenden Nachbargewebe wirken. Bei den ganzen Gestaltungsprozessen werden Korrelationsstörungen zu berücksichtigen sein.

In unseren geknickten Stengeln fanden wir entweder Gewebepartien aus vergrößerten Zellen ohne Teilungen, also Hypertrophien, oder Gewebewucherungen, die aus abnormen Zellvermehrungen resultierten: Hyperplasien. Beteiligt ist außer Holz und Mark auch die Rinde, von deren Elementen sich z. B. Parenchym und Kollenchym (beim Hanf) intensiv, die Bastfasern durch lokales Flächenwachstum (Schilling 39, 40) betätigen. Zweckmäßig werfen wir zunächst einen kurzen Blick darauf, durch welche Faktoren die gleichen Gewebeanomalien sonst im Pflanzenreich hervorgerufen werden können.

Beide Gruppen von Gewebewucherungen sind bekanntlich weit verbreitet und ließen sich mit Rücksicht auf ihre Entstehung kurz einteilen in Osmomorphosen, Mechanomorphosen und Chemomorphosen — ohne die Schwierigkeiten zu verkennen, die einer Analyse der Gestaltungsprozesse auch heute noch erwachsen. Erzeugen wir in Sproßachsen Wasserüberschuß, etwa durch Einstellen in feuchte Luft (vgl. Küster, 21, S. 33) oder durch Überziehen mit chemisch indifferenten Kohlenwasserstoffen (Schilling 38), so wirkt der erhöhte Turgor als Wachstumsreiz. Ebenso werden die unter der Einwirkung von narkotischen Gasen auftretenden Gewebewucherungen auf Turgorsteigerung zurückgeführt (Richter 30). Wenden wir uns den Mechanomorphosen zu, so sind uns keine einwandfreien Beispiele dafür bekannt, daß auf veränderten Zug oder Druck hin als Reizreaktion ähnliche Gewebewucherungen entstehen. Hartigs (16) Deutung des Wundholzes und der Überwallungswülste ist unbewiesen; aus den Versuchen von Kny (18) geht hervor, daß wenigstens Zellteilungen erzielt werden können. Auf die Versuche von Grabert (6) und Bücher (2) werden wir weiter unten zu sprechen kommen. Aus der großen Zahl der Chemomorphosen seien für unseren Zweck die Befunde von Ritter (31) und Wehmer (50) herausgegriffen. Sie beobachteten Riesenzellbildung bei *Mucor* und *Aspergillus* unter der Einwirkung freier Säuren, und Wehmer ist geneigt, auch für hypertrophische Bildungen bei Phanerogamenzellen eine Reizwirkung von freien Säuren anzunehmen. Daß der

Organismus selbst Reizstoffe liefert, ist aus den pathologischen Gewebewucherungen, die nach Verletzungen aller Art entstehen, zu entnehmen. Dabei wird sich freilich die Wirkung der eigentlichen traumatischen Faktoren oft genug mit denen etwaiger Korrelationsstörungen kombinieren, eine Kombination, deren Analyse bekanntlich viele Schwierigkeiten aufweist. Jede Verwundung, die wir einem Stengel zufügen, kann nicht nur, z. B. durch Absterben von Zellen, chemische Reizstoffe liefern, sondern sie kann gleichzeitig die stoffliche Leitung, die Wasserbilanz, die Atmung usw. in veränderte Bahnen lenken, die ihrerseits direkt oder durch Aufhebung von Hemmungen oder durch Neubildung von chemisch wirksamen Stoffen usw. als Reize wirken mögen. Ich führe diese Betrachtung, die in ihren Einzelheiten naturgemäß schwer zu analysieren, die als Ganzes jedoch notwendig und selbstverständlich ist, deshalb hier an, weil diese Verhältnisse bei unseren Holzwucherungen ihre Rolle spielen und weil ich geneigt bin, ihnen hier eine größere Rolle zuzusprechen als den von Haberlandt (8—15) vertretenen Teilungs- und Wuchshormonen. Haberlandt ist bekanntlich in einer Reihe experimenteller Arbeiten näher auf das Wesen des Wundreizes eingegangen und hat den Nachweis erbracht, daß Abbauprodukte von mechanisch verletzten oder getöteten Zellen Wundreizstoffe enthalten, die als Teilungs- oder als Wundhormone fungieren. Teilungshormone sollen ferner vom Leptom und von den primären und sekundären Meristemen gebildet werden. Die mögliche Wirksamkeit dieser Stoffe werden wir sogleich ins Auge fassen müssen. Als Beispiel endlich dafür, daß die Achsenstruktur des Stengels infolge von Korrelationsstörungen weitgehend verändert werden kann, wählen wir die Untersuchungen Vöchtings (48) aus. Er beobachtete, wie vorher schon Kraus (19) z. B. bei *Helianthus annuus*, daß nach Entfernung des Blütenstandes Rinde und Holzkörper Anomalien quantitativer und qualitativer Art zeigen; uns interessiert daran besonders, daß im hypertrophischen Stamm die Parenchymbildung wesentlich gesteigert ist, daß alle prosenchymatischen und ein Teil der parenchymatischen Elemente in ihrem Längenwachstum gehemmt sind und daß Tracheïden und Holzzellen Auswüchse, Verzweigungen und andere Formanomalien aufweisen.

Wir wenden uns nunmehr dem Wachstum unserer Holzzellen zu und fragen: wie sind die Verhältnisse im geknickten Stengel gegenüber denen im normalen geändert, und welche Faktoren können wir davon als wirksam ansehen? Als reine Osmomorphosen

werden wir unsere Holzwucherungen m. E. nicht bezeichnen dürfen. Zweifellos wird zwar ein scharfer Knick den Transspirationsstrom erheblich stören, jedoch wird man sich einen Wasserüberschuß leichter unterhalb des Knickes vorstellen können als oberhalb, wo im Gegenteil an eine Turgorsenkung zu denken wäre, indem die kräftige Saugwirkung der Sproßspitze sich bemerkbar machen könnte. Und gleichwohl treten die gleichen histologischen Veränderungen unterhalb wie oberhalb auf.

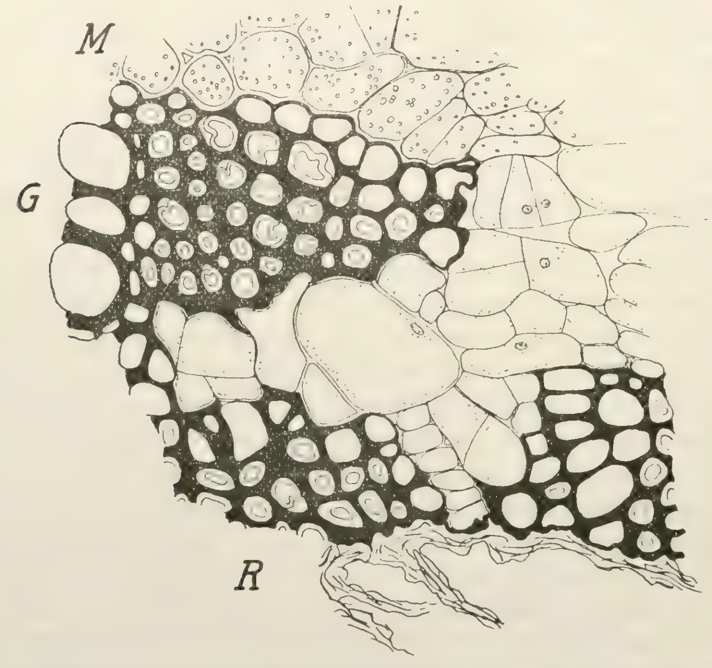


Fig. 10. Hanf, elf Tage alter Knick. Sprengung des Xylems infolge „Zellverjüngung". M = Mark, G = Gefäße, R = nekrotische Zellreste.

Ebensowenig werden wir rein mechanische Faktoren für die Entstehung der Wucherungen verantwortlich machen können. Zwar befinden sich an der Knickstelle die Gewebe der Konvexseite unter erhöhter Zugspannung, die der Konkavseite unter erhöhtem Drucke, besonders in der Rindenzone, während der Holzkörper z. T. zerbricht und Risse oder größere Spalten bekommt. Aus den Untersuchungen von Bücher (2) wissen wir, daß gewaltsam gekrümmte Sprosse Kamptotrophismus zeigen, aber in unserem Fall reagieren Konvex- und Konkavseite gleichmäßig mit Hypertrophie und Hyper-

plasie der Gewebe, nicht ungleichmäßig mit Differenzierung der Membranen. Wenn man in die entstandenen Hohlräume des Stengels die Holzzellen hineinwachsen sieht, so könnte ferner der Gedanke nahe liegen, daß die Aufhebung einer rein mechanisch bedingten Korrelationshemmung als Reiz wirkt. Jedoch auch damit ist nichts gewonnen. Denn gleichzeitig weisen Zellen, die im unversehrten, festgefügten Xylemverbande liegen, bei Flachs und Hanf Wachstum auf, und zudem weiß man ja, daß Ringelung und andere Eingriffe, die Holzschichten bloßlegen, keineswegs Wachstum veranlassen. Die Aufhebung des mechanischen Druckes wird vielmehr nur die morphologische Gestaltung der wachsenden Holzzellen beeinflussen: die in freie Räume ragenden Elemente können ungehindert zu riesigen Schläuchen oder Blasen heranwachsen, während die im Gewebeverbande liegenden mehr oder weniger stark dem modellierenden Einfluß ihrer Nachbarzellen unterstehen und deshalb zu Umbiegungen, ungleichmäßigem Flächenwachstum, ja Verzweigung veranlaßt werden (Fig. 4). Inwieweit hierbei etwa Polaritätserscheinungen mitspielen, sei dahingestellt[1]).

Wir wenden uns zu den Chemomorphosen. Dabei werden wir zunächst die etwaigen Reizwirkungen verletzter Zellen betrachten. Jeder Knick des Stengels tötet oder verletzt zahlreiche Zellen und liefert somit die Grundlage für die Bildung von „Wundhormonen" im Sinne Haberlandts. Nun fand ich zwar öfters, daß in der Nähe toter Zellen Wachstum und Teilung einsetzte; ich bin aber doch, besonders auf Grund von Serienschnitten, zu der Meinung gekommen, daß etwaigen Abbauprodukten solcher Zellen eine höchstens lokale Wirkung zugeschrieben werden kann. Durchaus nicht in allen Fällen bildeten tote Zellpartien den Herd für Wachstumsbetätigung, und ferner zeigten auch Gewebeteile, die keinerlei nekrotische Zellteile enthielten, auf weite Strecken hin intensive Zellvergrößerung und Teilung. Gegen letzten Punkt ließe sich natürlich einwenden, daß die Wundstoffe oder die von ihnen verursachten Reize in das gesunde Gewebe weitergeleitet werden könnten oder daß das Gewebe Zellen enthielte, die äußerlich zwar intakt, innerlich aber doch „beschädigt" sind. Daß ausgewachsene Zellen durch lokale mechanische Verletzung zur Teilung angeregt werden, sucht Haberlandt (15, S. 26) ebenfalls wahrscheinlich zu

1) Vgl. hierzu Vöchting (48), Mäule (23), Neeff (26) und die Bemerkungen von Küster (21, S. 365).

machen. Und was den ersten Punkt betrifft, daß nämlich in der Nachbarschaft getöteter Zellen Wachstum und Teilung ausbleibt, so denkt Haberlandt (15, S. 12) an die Möglichkeit[1]), „daß die Empfindlichkeit der Protoplasten für die Wundhormone gewöhnlich sehr groß ist und daß unter nicht abgespülten Wundflächen die reichlich gebildeten Wundhormone eine Überreizung und Lähmung der oberflächlichen Zellschichten bewirken, so daß die Teilungen ausbleiben"[2]). Die Möglichkeit sei unbestritten, eine Diskussion darüber halte ich aber für verfrüht, so lange nicht weitere experimentelle Untersuchungen auch für Sproßachsengewebe vorliegen. Denn ein Bedenken, für die Entstehung unserer Wucherungen „Wundreizstoffe" verantwortlich zu machen, liegt darin, daß wir in unserem Fall es immer mit korrelativ stark beeinflußten Gewebeanteilen zu tun haben, während Haberlandts bisherige Versuche[3]) sich auf Haare beziehen, also zweifelsohne viel weniger abhängige Objekte, oder herausgeschnittene Scheiben aus Knollen oder Blättern und Eizellen, d. h. Anteile, die wir mit Stammgeweben nicht ohne weiteres vergleichen dürfen. Bei unseren Xylemelementen, die vorzugsweise zu Organen der Festigung und Leitung morphologisch und physiologisch differenziert sind, können bezüglich Reaktionsfähigkeit andere Abhängigkeiten walten als bei den Geweben einer Knolle, die als Speicherorgan funktioniert, oder gar bei den Geschlechtszellen. Man muß mit dem Vorhandensein von Zellen rechnen, für die, entweder kraft ihrer eigenen inneren Organisation oder infolge korrelativer Abhängigkeiten, Abbauprodukte verletzter Zellen niemals einen auslösenden Reiz bedeuten, die aber gleichwohl auf andere Wundreize mit Wachstum reagieren können. Ja man wird vorsichtigerweise weiterhin die Möglichkeit in Betracht ziehen müssen, daß selbst für gleichartig differenzierte Zellen ein und desselben Gewebes die Reaktionsfähigkeit auf „Wundhormone" abhängig ist von dem jeweiligen Komplex von Bedingungen, unter denen die Zellen beobachtet werden; sie könnten

---

1) Bei der Kartoffelknolle.

2) Übrigens sei bemerkt, daß die 5—20 Minuten dauernde kräftige Abspülung mit Leitungswasser probeweise durch besonders vorsichtig destilliertes Wasser zu ersetzen wäre, da ja jedes Leitungswasser eine mehr oder weniger starke chemische Lösung ist, deren Bestandteile so diffizile Stoffe, wie es die Wundhormone offenbar und die Protoplasten sicherlich sind, beeinflussen könnten.

3) Abgesehen von Nr. 9, wo (bei *Sedum spectabile*, S. 1097) es im Hadromteil der Gefäßbündel übrigens zur Thyllenbildung kam.

z. B. unter den anomalen Kulturbedingungen Haberlandts (millimeterdünne Gewebeplättchen in feuchtem Raum) für „Wundhormone" empfänglich sein, brauchten dies aber nicht dann, wenn sie innerhalb des Organs unter dem korrelativen Einfluß ihrer Nachbarzellen stünden (Ernährung, Transpiration, osmotisches Gefälle, mechanische Hemmung usw.!). Halte ich schon aus diesen Gründen eine schematische Übertragung der Haberlandtschen Ergebnisse auf Wundgewebe allgemein nicht für angebracht, so gibt gerade bezüglich unserer Holzwucherungen zu Bedenken Anlaß das in zahllosen Fällen von anderen Autoren beobachtete Nichtreagieren verholzter Zellen, denen nach Verletzung der Achsengewebe — sei es von seiten der Natur, sei es von seiten des Experimentators — „Wundhormone" aller Art genügend zur Verfügung standen. Ein weiteres Bedenken sehe ich in dem Verhalten von solchen Flachsstengeln, die geknickt und dann sofort künstlich wieder in Normallage zurückgebracht sind: hier müssen doch dieselben mechanischen Verletzungen erfolgt sein wie in den sich selbst überlassenen Stengeln, und gleichwohl treten nur schwache oder gar keine Wucherungen auf. Und schließlich zeigen uns die oben erwähnten Osmomorphosen, daß man ganz ohne die Annahme von aus Abbauprodukten erzeugten „Wundhormonen" auskommen kann. Hier genügt einfaches Einstellen in feuchte Luft oder Überziehen mit Paraffin, d. h. Transpirationshemmung, ohne Zellen zu verletzen, um sehr lebhaftes Wachstum und Zellteilung hervorzurufen. In einer anderen Mitteilung (10) berichtet Haberlandt über Zellteilungen[1]) in plasmolysierten Zellen und kommt nach einer Interpretation der verschiedenen möglichen Faktoren zu dem Schluß (S. 348), daß wahrscheinlich ein besonderer, Zellteilungen auslösender Reizstoff vorhanden ist, dessen Konzentration durch Plasmolyse bezw. osmotischen Wasserentzug zunimmt und so Teilung auslöst. Aber auch dieser Gedankengang erweist sich für uns nicht als fruchtbar, da ja bei den als Osmomorphosen gekennzeichneten Stengelwucherungen sich die osmotischen Verhältnisse gerade umgekehrt verhalten: es tritt Wasserüberschuß ein. Und einer Übertragung dieser Ansicht auf unsere Stengelwucherungen stellt sich das gleichartige Reagieren der Gewebe entgegen: unter dem Knick, wo infolge der unterbrochenen Leitung keine Turgorsenkung, sondern wahrscheinlich im Gegenteil

1) In Haarzellen von *Coleus* und Zwiebelschuppenepidermis von *Allium Cepa* (modifizierte und unvollständige Zellteilung).

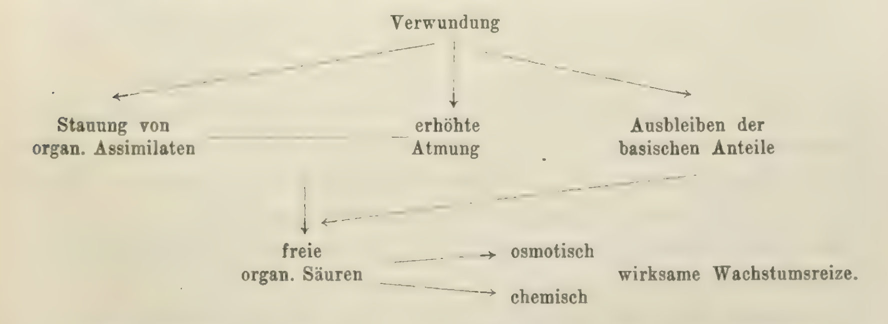
Wasserreichtum herrscht, erfolgte ebenso Wachstum und Teilung wie oberhalb, wo eine anfängliche Turgorsenkung zu erwarten ist. Hypertrophie und Hyperplasie traten ebenfalls in den genannten Untersuchungen Vöchtings (48) auf; wenn hier nach Entfernung des Blütenstandes der Stengel sich veränderte, auch weit entfernt von der durch den Schnitt geschaffenen Wundfläche, so spricht dies Verhalten dafür, daß ein besonderer „Wundreizstoff" nicht vorliegen kann[1]). Vöchting sagt ausdrücklich, daß, abgesehen von einer Störung der Symmetrie, des morphotischen Gleichgewichtes unter den Teilen des Organismus, die veränderten Ernährungsverhältnisse ausschlagend sind. „Wir dürfen daher mit einer an Bestimmtheit grenzenden Wahrscheinlichkeit sagen, daß anomale Ernährung eine wichtige, vielleicht sogar die einzige, Ursache der eigentümlichen Wachstumsvorgänge sei" (S. 239).

Wir kommen zu dem Ergebnis, daß kein Grund vorliegt, unsere Hypertrophien und Hyperplasien durch Wirkung von besonderen „Wundhormonen" im Sinne Haberlandts zu erklären[2]), und werden nach weiteren Faktoren suchen müssen. Dabei wird man sich zunächst daran erinnern dürfen, daß nach Verwundung eine erhöhte Atmung einsetzen kann. Dies wäre auch für unsere Stengelwunden nicht von der Hand zu weisen, als Energiequelle würden die reichlich aufgestauten organischen Assimilate zur Verfügung stehen; man kann sich z. B. vorstellen, daß, nach Umwandlung von Stärke in Glukose, durch die Veratmung der Glukose Substanzen geschaffen werden, die bei einer normalen Regulation des Stoffwechsels in unseren Geweben nicht auftreten. Der Atmungsprozeß brauchte ja z. B., infolge der ungewohnten Kombination von erhöhtem Atmungsbedürfnis mit gleichzeitiger Anwesenheit von überschüssigem Betriebsstoff, gar nicht bis zu den Endprodukten CO_2 und H_2O vorzuschreiten, sondern könnte bei einer Zwischenstufe, etwa organischen Säuren, stehen bleiben oder solche Zwischenprodukte wenigstens in so nennenswertem Umfange zeitweilig anhäufen, daß diese entweder direkt durch ihre chemischen Qualitäten oder durch ihre osmotischen Eigenschaften oder auch

1) Läge wirklich ein Wundreizstoff vor, so müßte seine Wirkung außerordentlich weit fortgeleitet werden können; die Reaktion der Gewebe wäre übrigens ökologisch bedeutungslos.

2) Soweit ich sehen kann, will Haberlandt (13, S. 4) die Wirksamkeit der Hormone vorläufig auf die anfänglichen Zellteilungen, die zur Bildung von Wundgeweben führen, beschränkt wissen, und nicht auf die „übrigen Folgen der Verwundung" ausdehnen.

durch Beseitigung von „Hemmungsstoffen“ in der alternden Zelle indirekt Wachstum induzierten. Besonders nahe läge dieser Gedankengang, wenn wir in unseren Knicken intramolekulare Atmung vermuten dürften. Auf die Möglichkeit dieser Beziehung habe ich früher hingewiesen (38, S. 78). Machen wir aber die Annahme, daß infolge irgendwelcher anomalen Atmung solche chemischen Verbindungen entstehen, so nähern wir uns damit der von Wehmer geäußerten Idee. Von „Wundhormonen“ könnte man hier natürlich nicht sprechen, wohl aber ließe sich die Bildung solcher organischen Säuren als eine Regulationsstörung auffassen: spricht doch manches dafür, daß auch höhere Pflanzen schon im normalen Stoffwechsel sich der Bildung dieser Stoffe als eines ökologischen Prinzips bedienen, indem sie mit ihrer Hilfe den Turgor regulieren. Dabei muß, wenn die Zelle wächst, also Volumen und Verdünnung des Zellsaftes vergrößert wird, korrespondierend auch die Säurebildung gesteigert werden, und eben diese „Selbststeuerung“ im Organismus wird durch Verwundung gestört werden. Gleichzeitig wird ja infolge der Stengelknickung der Zufluß der Mineralsalze gehemmt, deren basische Bestandteile nötig sind, um die freien Säuren zu binden. Von hier aus betrachtet ließe sich etwa folgende Faktorenkette konstruieren:



Ich möchte dabei betonen, daß also auch eine lediglich quantitativ erhöhte Bildung eines an sich normalen Stoffwechselproduktes ein Glied in der Faktorenkette vorstellen könnte, ein Grund mehr, um spezifische Wundhormone abzulehnen. Wie weit die Einzelheiten dieser Betrachtung bei unseren Wucherungen verwirklicht sind, sei dahingestellt, da experimentelle Untersuchungen in dieser Richtung mir nicht möglich sind. Es sollten hier nur theoretisch einige Bahnen aufgezeigt werden, in denen der „Wundreiz“ verlaufen könnte und die zweckmäßig zu prüfen wären.

Mit unseren letzten Gedankengängen sind wir schon in das Gebiet der Ernährungsstörungen hineingekommen. Denn solche liegen hier vor, da die Leitungsbahnen unterbrochen und Stauungen von Assimilaten zu beobachten sind. Auch diese Korrelationsstörung wird in die Bildung unserer anomalen Gewebe bestimmend mit eingreifen können, einmal, indem die quantitativ erhöhte Masse der zur Verfügung stehenden Assimilate die nötigen Betriebsstoffe für die vermehrte Wachstumsleistung liefert, also als „Unterhaltungsfaktor" im Sinne von Roux fungiert, zum andern, indem sie direkt als „Auslösungsfaktor" eingreift. Was den ersten Punkt anlangt, so ist klar, daß die sehr beträchtlichen Wachstumsleistungen, die in Abschnitt II und III erwähnt wurden[1]), auch eine bedeutend erhöhte Energiezufuhr beanspruchen. Hier könnte man zunächst noch einmal an die organischen Säuren anknüpfen; denn deren Bildung wird auch von hier aus verständlich. Gehen wir der Einfachheit halber von Glukose aus (Stärkestauung läßt sich leicht im Knick nachweisen), so wird durch deren Oxydation zu Säure Betriebsenergie frei und zwar, was wesentlich ist, ohne Verlust (Citronensäure) oder sogar unter Gewinn (Äpfelsäure, Oxalsäure) von osmotischem Druck[2]). Hier vermöchte also ein und derselbe Prozeß Substanzen zu liefern, die in der Reizkette eine Rolle spielen könnten und deren Entstehung gleichzeitig die nötige Energie lieferte, um die Ausführung des Wachstums sicherzustellen. Aus den anatomischen Bildern ergibt sich jedenfalls, daß Stärke angestaut wird, die allmählich sich verringert, daß weiterhin (beim Hanf) Auflösung der sekundären Membran, d. h. Mobilisierung von „Reservezellulose" auftritt, und schließlich werden auch die Inhaltsstoffe des Phloëms, dessen zerquetschte Elemente für die Ableitung unbrauchbar geworden sind, Betriebsenergie liefern können.

Zusammenfassend stellen wir fest, daß nicht nur genügend Betriebsstoffe zur Verfügung stehen, um kräftiges Wachstum, unter Vermeidung von ausgesprochenen Niedergangserscheinungen der Zelle, sicherzustellen, sondern daß sogar ein Überschuß davon vorhanden ist.

Kann diese anomale Häufung plastischer Substanzen ihrer-

---

1) Man müßte einmal prüfen, welche Energiemengen allein schon das Wiederaufrichten der geknickten Stengel bei Flachs und Hanf verlangt.

2) Pfeffer, 28, S. 197.

seits direkt Wachtumserscheinungen auslösen, und wären somit unsere Wucherungen als „Trophomorphosen" zu bezeichen? Vöchting (48, S. 239) glaubt die Ursache für die von ihm erzielten Gewebeanomalien in der Stoffstauung selbst erblicken zu dürfen; auf die Einzelheiten in seiner Begründung kann hier nicht näher eingegangen werden. Auch Grabert (6), der an solchen Stengeln, die durch Eingipsen am Dickenwachstum behindert waren, Hypertrophien und Hyperplasien besonders oberhalb der Druckzone beobachtete, scheint an eine Wirkung der Stoffstauung zu denken, ohne sich allerdings genauer auszudrücken (S. 41). Mit weiteren Beispielen für „Trophomorphosen" macht uns Küster (21, S. 383ff.) bekannt, betont aber, wie schwierig sich über die eigentlichen Faktoren etwas Bestimmtes aussagen läßt; er läßt die Frage offen, ob hypothetische Produkte der „inneren Sekretion" von äußerst komplizierter chemischer Zusammensetzung oder relativ einfache Körper chemomorphisch wirksam sind. Weitere Erörterungen zu dieser Frage dürften vorerst nicht geboten sein, da es an dem nötigen Tatsachenmaterial fehlt; insbesondere liegen meines Wissens keine vergleichenden Untersuchungen vor, wie sich Hypertrophien und Hyperplasien unter dem Einfluß verschiedener Ernährungsbedingungen verhalten. Jedenfalls wird man bei einer Analyse des Wundreizes die Anhäufung von plastischer Substanz als einen möglicherweise wirksamen Faktor nicht übergehen dürfen.

Veranlassung zu den vorstehenden Betrachtungen gab die Frage (S. 27), ob wir die von anderen Autoren in zahlreichen Fällen beobachtete Wachstumsunfähigkeit verholzter Zellen zurückführen sollten auf ein spezifisches Reaktionsunvermögen, bedingt durch die innere Struktur der verholzten Zelle, oder auf das Fehlen von Realisationsfaktoren. Ersteres muß ich ablehnen, sowohl auf Grund meiner eigenen an Flachs und Hanf gemachten Beobachtungen, als auch infolge der eingangs genannten Angaben anderer Autoren, besonders der meines Erachtens von Warburg und Schellenberg nicht genügend gewürdigten Thyllenbildung. Über die Thyllen sind wir hinreichend unterrichtet; sie stellen — rein anatomisch genommen — z. T. nichts anderes vor als die von mir gefundenen Holzwucherungen auch, nämlich verholzte Zellen, die entweder durch ein lokal begrenztes Flächenwachstum hypertrophische oder durch Teilung hyperplastische Formen annehmen (Molisch, 24, v. Alten, 1, Küster, 21, S. 77). Und die Befähigung zur Thyllenbildung kommt bekanntlich außerordentlich vielen verholzenden Pflanzen

zu. Hier sei ferner der Erscheinung gedacht[1]), daß alte Holzzellen nach Vollendung der Verdickungsschichten sich noch durch dünne Querwände teilen können (Sanio, 34). Weder die Beschaffenheit der Membran noch des Protoplasten, sofern er in alten Holzzellen noch lebendig ist, stellen also ein Hindernis für das Wachstum vor. Auf der anderen Seite zeigten die Erörterungen über die Realisationsfaktoren, daß auch von ihnen ein Teil, nämlich die „Unterhaltungsfaktoren“, kein Hindernis bilden. Somit bliebe nichts anderes übrig, als die Gründe für das Nichtreagieren entweder in Korrelationshemmungen oder in dem Mangel an geeigneten auslösenden Reizen zu suchen. Damit aber nähern sich unsere Betrachtungen ihrem Ende; denn da einwandfreie Beispiele für eine wirklich morphogene Reizwirkung mechanischer Korrelationen nicht bekannt sind und auch unsere eigenen Beobachtungen dagegen sprechen, sind wir an einen Punkt gelangt, dessen genaue Analyse derzeit sehr schwierig, wenn nicht unmöglich ist. Übrig bleiben noch chemisch bedingte Korrelationen, das „morphotische Gleichgewicht“ Vöchtings, unbekannte auslösende Reize des „Wundreizes“ oder schließlich solche gänzlich unbekannter Art.

Chemisch bedingte Korrelationen müssen wir fordern, auch wenn wir sie noch nicht genau nachweisen können; auf der anderen Seite zeigten schon unsere Erörterungen, in wie vielfachen Bahnen bei einer Stengelknickung möglicherweise die den „Wundreiz“ zusammensetzenden Einzelfaktoren zu auslösenden Reizen führen können. Wenn wir nun etwa sagen wollten, durch irgendeinen der diskutierten Faktoren würden in unseren Holzzellen Hemmungsstoffe beseitigt, und daraus resultierte ihr Wachstum, so wäre das nur ein Bild, das unsere Einsicht nicht weiterbrächte — statt einer Unbekannten hätten wir zwei, nämlich die hypothetischen Hemmungsstoffe sowie die Veranlassung zu ihrer Beseitigung — und es würde sich sofort die Frage erheben, warum in anderen verholzenden Pflanzen diese Hemmungsstoffe nicht auch nach Verwundung beseitigt werden sollten. Wollen wir weiterhin mit Vöchting die anomale Nährstoffanhäufung direkt wirksam sein lassen, so ist das möglich, aber unbewiesen; und noch größere Bedenken erheben sich, wenn wir Vöchtings „hypothetische Bildungsstoffe“ oder Haberlandts „Wundhormone“ heranziehen wollen — sie sind theoretisch gewiß vorstellbar, aber der Beweis für ihre bestimmende

1) Von Haberlandt neuerdings (15, S. 43) ebenfalls auf Hormone zurückgeführt.

Wirkung ist in unserem Fall nicht erbracht. Ebenso möglich, aber unbewiesen wäre eine Reizwirkung der „osmotischen Stoffe" des Schemas auf S. 555; daß wirklich starke osmotische Kräfte vorhanden sein müssen, zeigen z. B. solche Zellen, die im festen Xylemverband auswachsen und dabei den Widerstand der benachbarten Gewebe zu überwinden haben. Wahrscheinlich wirken überhaupt mehrere Faktoren gleichzeitig; wollten wir diesbezüglich nach einer Definition für unsere Stengelwucherung suchen, so kämen wir etwa auf „Osmo-Tropho-Chemomorphose".

Ein besonderes Interesse schließlich verdient der Entholzungsvorgang von der chemisch-physiologischen Seite. Auf die chemischen Theorien[1]) über die „Holzsubstanz" näher einzugehen, ist hier nicht der Ort, zudem widersprechen sich die Meinungen bekanntlich sehr. Mag man nun eine bloße „Inkrustation" oder eine chemische Bindung in der Membran annehmen: aus unseren Befunden geht jedenfalls hervor, daß der Protoplast die Fähigkeit hat, die Holzsubstanz aus ihr, etwa durch Bildung eines holzlösenden Enzyms, wieder herauszuschaffen; und vielleicht gelingt es einmal, aus derartig entholzten Geweben diesen Körper zu isolieren und zu identifizieren oder wenigstens seine Wirkung, etwa durch Auflegen von Schnitten auf artfremde Holzzellen, auszuproben und von dieser Seite aus ein Streiflicht auf die Frage zu werfen, inwieweit die „Verholzung" von Art zu Art verschieden sein kann. Wir haben allen Grund zu der Annahme, daß sich der Begriff „Verholzung", chemisch genommen, nicht deckt mit der „Verholzung", die wir vom physiologischen Standpunkt aus feststellen. „Es wäre kritiklos, wollte man z. B. das Mesophyll von Cycas, die Membran mancher Orchideenwurzelhaare usw. als mit Holz gleichartig ansehen" (Czapek, 4, S. 692), nur weil auch hier die Phlorogluzin + HCl-Probe deutliche Rotfärbung ergibt. Andererseits liegt kein Grund vor, daraufhin nun etwa den Holzkörper von Flachs und Hanf als „unverholzt" im physiologischen Sinne zu bezeichnen. Wenn wir den Nachweis geführt haben, daß hier die Zellen in „verholztem" Zustande wachstumsfähig sind, so spricht das lediglich dafür, daß wir die physiologische Bedeutung der Verholzung nicht in einer Wachstumshemmung, sondern auf anderem Gebiete zu suchen haben. In dieser Beziehung scheinen die Untersuchungen von Casparis (3) einen neuen Weg

1) Vgl. hierzu auch Casparis (3) und die dortige Literaturzusammenstellung.

zu eröffnen: er führte den experimentellen Nachweis, daß die durch Verholzung erhöhte Oberflächenwirkung der Membranen sich vor allem in einem Zurückhalten der basischen Anteile der Nährlösung äußert. Besteht das zu Recht, so könnte es auch ein Licht auf die Entstehung unserer Holzwucherungen werfen: aus dem nach Stengelknickung auftretenden Überschuß von organischen Assimilaten werden freie organische Säuren gebildet, die nicht gebunden werden können, weil die Zufuhr der Mineralsalze unterbrochen ist, und die so als Wachstumsreiz wirken.

Abschnitt V.

Zusammenfassung der Ergebnisse.

Die lebenden Elemente des Holzkörpers bleiben potentiell wachstumsfähig; weder die Verholzung der Membran noch die Beschaffenheit des Protoplasten bedingen eine spezifische Reaktionsunfähigkeit. Die in der Literatur, insbesondere von Warburg und Schellenberg, vertretene Anschauung, daß verholzte Zellen nicht mehr wachstumsfähig sind und daß hierin eine physiologische Funktion der Verholzung zu erblicken sei, wird widerlegt.

Verholzte Zellen lassen sich experimentell zu ansehnlichem Wachstum und Teilungen anregen.

Die Verholzung ist ein reversibler Prozeß, der homogen oder partiell erfolgen kann. Entholzte Zellen sind gleichfalls zu intensivem Wachstum und Zellteilungen befähigt.

Die Verholzung ist kein Kennzeichen für das physiologische Alter einer Zelle; nicht sie wirkt regulierend auf das Wachstum, sondern wird vom Wachstum reguliert.

Durch Stengelknickung lassen sich umfangreiche hypertrophische und hyperplastische Gewebewucherungen erzielen, an denen außer dem Holzkörper auch Rinde und Mark beteiligt sind.

Die möglichen Faktoren des Wundreizes werden einer Erörterung unterzogen; dabei wird die Anschauung vertreten, daß nicht spezifische „Wundhormone“ im Sinne Haberlandts, sondern Korrelationsstörungen Wachstumsreize auslösen.

Literaturverzeichnis.

1. v. Alten, Kritische Bemerkungen und neue Ansichten über die Thyllen. Bot Ztg., 1909, Abt. I, 67, 1.
2. Bücher, Anatomische Veränderungen bei gewaltsamer Krümmung und geotropischer Induktion. Jahrb. f. wiss. Bot., 1906, 43, 271.
3. Casparis, Beiträge zur Kenntnis verholzter Zellmembranen. Pharmazeut. Monatshefte, 1920, Nr. 9, 10, 11.
4. Czapek, Biochemie der Pflanzen, 2. Aufl., 1913, Bd. I.
5. Fritzsche, Untersuchungen über die Lebensdauer und das Absterben der Elemente des Holzkörpers. Diss. Leipzig 1910.
6. Grabert, Über den Einfluß allseitiger radialer Wachstumshemmung auf die innere Differenzierung des Pflanzenstengels. Diss. Halle 1914.
7. Grüß, Über das Verhalten von Cytase und Cytokoagulase bei der Gummibildung. Jahrb. f. wiss. Bot., 46, 1910.
8. Haberlandt, Zur Physiologie der Zellteilung. Sitzungsber. d. pr. Akad. d. Wiss., 1913, 16, 318.
9. — —, Zur Physiologie der Zellteilung. Ebenda, 1914, 46, 1096.
10. — —, Über Zellteilungen nach Plasmolyse. Ebenda, 1919, 20, 322.
11. — —, Zur Physiologie der Zellteilung, IV. Ebenda, 1919, 39, 721.
12. — —, Zur Physiologie der Zellteilung, V. Ebenda, 1920, 11, 323.
13. — —, Über Auslösung von Zellteilungen durch Wundhormone. Ebenda, 1921, 8, 221.
14. — —, Über experimentelle Erzeugung von Adventivembryonen bei *Oenothera Lamarckiana*. Ebenda, 1921, 40, 695.
15. — —, Wundhormone als Erreger von Zellteilungen. Beitr. z. Allgem. Bot., 1921, II, 1.
16. Hartig, Lehrbuch der Baumkrankheiten, 1889, 2. Aufl., 202.
17. Janse, Sur une maladie des racines de l'Erythrina. Ann. jard. bot. Buitenzorg 1906, sér. 2, 5, p. 153.
18. Kny, Über den Einfluß von Zug und Druck auf die Richtung der Scheidewände in sich teilenden Pflanzenzellen. Jahrb. f. wiss. Bot., 1901, 37; 55, 94.
19. Kraus, C., Untersuchungen über innere Wachstumsursachen und deren künstliche Beeinflussung. Heidelberg 1881, 379.
20. Krieg, Beiträge zur Kenntnis der Kallus- und Wundholzbildung usw. Würzburg 1908.
21. Küster, Pathologische Pflanzenanatomie, 1916, 2. Aufl.
22. — —, Botanische Betrachtungen über Alter und Tod. Abhandl. z theoret. Biologie, 1921, Heft 10.
23. Mäule, Der Faserverlauf im Wundholz. Bibl. bot., 1905, 33.
24. Molisch, Zur Kenntnis der Thyllen. Sitzungsber. d. Akad. d. Wiss. Wien, math.-naturw. Kl., 1888, 97, Abt. I, 273.
25. Nathansohn, Beiträge zur Kenntnis des Wachstums der trachealen Elemente. Jahrb. f. wiss. Bot., 1898, 32, 671.
26. Neeff, Über Zellumlagerung. Zeitschr. f. Bot., 1914, 6, 465.
27. Otto, Untersuchungen über die Auflösung von Zellulosen und Zellwänden durch Pilze. Beitr. z. Allgem. Bot., I, 1916.

28. Pfeffer, Studien zur Energetik, 1892, S. 197.
29. — —, Pflanzenphysiologie, 1904, Bd. II.
30. Richter, Über Turgorsteigerung in der Atmosphäre von Narkotika. Naturw. Zeitschr. Lotos, 1908, 56, 106.
31. Ritter, Die giftige und formative Wirkung der Säuren auf die Mucoraceen. Jahrb. f. wiss. Bot., 1913, 32, 351.
32. Roux, Ziele und Wege der Entwicklungsmechanik. Leipzig 1892.
33. Saito, Anatomische Studien über wichtige Faserpflanzen Japans. Journ. Coll. of Science, Imperial University, Tokio 1901, Vol. XV. Part. 3.
34. Sanio, Vergleichende Untersuchungen über die Elementarorgane des Holzkörpers. Bot. Ztg., 1863, S. 109 ff.
35. Schellenberg, Beiträge zur Kenntnis der verholzten Membranen. Jahrb. f. wiss. Bot., 1896, 29, 257.
36. Schenck, Über die Zerklüftungsvorgänge in anomalen Lianenstämmen. Jahrb. f. wiss. Bot., 27, 1895.
37. Schilling, Zur Kenntnis des Hagelflachses. Faserforschung, 1921, 1, 102.
38. — —, Über hypertrophische und hyperplastische Gewebewucherungen an Sproßachsen, verursacht durch Paraffine. Jahrb. f. wiss. Bot., 1915, 55, 177.
39. — —, Über die lokalen Anschwellungen der Bastfasern. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., 1921, 39, 379.
40. — —, Zur Morphologie, Physiologie und diagnostischen Bewertung der Bastfasern von *Cannabis sativa*. Ebenda, 41, 121.
41. Simon, Experimentelle Untersuchungen über die Differenzierungsvorgänge im Kallusgewebe von Holzgewächsen. Jahrb. f. wiss. Bot., 1908, 45, 351.
42. Solereder, Systematische Anatomie der Dikotyledonen. Ergänzungsband. Stuttgart 1908.
43. Sorauer, Handbuch der Pflanzenkrankheiten, IV. Aufl., 1921, Bd. I.
44. Stoll, Über die Bildung des Kallus. Bot. Ztg., 1874, 32, 737.
45. Tammes, Der Flachsstengel. Haarlem 1907.
46. Tittmann, Physiologische Untersuchungen über Kallusbildung an Stecklingen holziger Gewächse. Jahrb. f. wiss. Bot., 1894, 27, 164.
47. Tompa, Soudure de la greffe herbacée de la vigne. Ann. inst. ampél., Budapest 1900, 1, Nr. 1.
48. Vöchting, Untersuchungen zur experimentellen Anatomie und Pathologie des Pflanzenkörpers, Bd. I. Tübingen 1908.
49. Warburg, Über den Einfluß der Verholzung auf die Lebensvorgänge des Zellinhalts. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., 1893, 11, 425.
50. Wehmer, Übergang älterer Vegetationen von *Aspergillus fumigatus* in „Riesenzellen“ unter Wirkung angehäufter Säure. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., 1913, 31, 257.
51. Weidel, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte und vergleichenden Anatomie der Zynipidengallen der Eiche. Flora, 1911, 102, S. 297.
52. Puchinger, Hermine, Über die Lebensdauer sklerotisierter Zellen. Sitzungsber. d. Akad. d. Wiss. Wien, math.-naturw. Kl., Abt. I, 131. Bd., 1922, S. 47.
53. Janssonius, H., De tangentiale groei van eenige pharmaceutische basten. Diss. Groningen 1918.

Beitrag zum Problem der Perzeption von Licht- und Schwerereiz durch die Pflanze.

Von

Rose Stoppel.

Mit 3 Textfiguren.

Einleitung.

Bekanntlich stehen sich bezüglich des Wesens der photo- und geotropischen Krümmungen zwei Anschauungen gegenüber, die in der Hauptsache auf die Ansichten von de Candolle (7) und Sachs (24 u. 25) zurückgehen.

Nach de Candolle beeinflußt das Licht zunächst die Atmungs- und Assimilationsvorgänge, und diese wieder lösen einen verschiedenen Grad des Etiolements aus. Bei einseitiger Beleuchtung „etioliert" die Organseite, die einen geringeren Lichtgenuß hat, stärker, und durch ihr beschleunigteres Wachstum kommt eine positive phototropische Krümmung zustande. Das Licht würde demnach also primär auslösend oder beschleunigend auf die chemischen Reaktionen in der Pflanze wirken.

Ganz anders steht Sachs der Frage der tropistischen Krümmungen gegenüber. Ausgehend von der Schwerkraft, bei der die Angriffsrichtung derselben das Entscheidende für die Krümmungsrichtung des gereizten Organes ist, sieht er überhaupt das Wesentliche bei allen Reizen in der Richtung, in der diese die Pflanzen treffen. Hieraus ergibt sich, daß sich Sachs physikalische Vorgänge als die ersten bei der Perzeption gedacht haben muß.

In Übereinstimmung mit dem Tierreich nimmt Sachs weiter an, daß die lebende Plasmasubstanz innerhalb der Zellen derartig differenziert und mit spezifischen Energien ausgerüstet ist, daß nur bestimmte Teile des Organs oder selbst der Zelle und diese auf

ganz bestimmte Weise durch die jeweiligen äußeren Einflüsse angeregt werden. Das Innere jeder Zelle soll demnach ein nach einem festen Plan strukturiertes Gebilde sein. Wie ein Tier auf verschiedenartige Reize durch Muskelzuckungen reagiert, so führen bei der Pflanze verschiedenartige Reizanlässe zu Krümmungen.

Einige Arbeiten der letzten Jahre haben sehr dazu beigetragen, daß die Ansichten de Candolles mehr Zuspruch erhielten und weiter ausgebaut wurden. Ganz besonders ist hier der Untersuchungen von Blaauw (3) zu gedenken. Blaauw sieht die Wachstumsreaktionen nach Lichtveränderungen als das Primäre, den Phototropismus als sekundär an, und dadurch wird ihm das ganze Problem des Phototropismus leer.

Die Wachstumsmessungen von Blaauw (3), Zollikofer (31), Koningsberger (16) und ihre anschließenden Beobachtungen über den Krümmungsverlauf lassen jetzt nicht mehr daran zweifeln, daß die Krümmung der Organe Hand in Hand geht mit einer Veränderung der Wachstumsintensität. An sich wäre dies nichts Merkwürdiges, denn da eine tropistische Krümmung nur die Folge des verschiedenen Wachstums der beiden Organhälften ist, so beobachtet man eben nur dies verschiedene Wachstum der entgegengesetzten Organseiten und nicht den Phototropismus. Aber daß die gleichen Außenfaktoren zu Schwankungen in der Wachstumsintensität führen bei allseitigem Reiz, bei Belichtung von oben, bei Vertikalstellung nach vorheriger Horizontalrotation im Dunkeln, und daß diese durch allseitigen Reiz verursachten Wachstumsschwankungen zeitlich zusammenfallen mit einer Krümmung bei einseitigem Reiz von gleicher Intensität, das führt dazu, sich die Frage vorzulegen, wie weit überhaupt der Begriff des Tropismus zu fassen ist.

Wie Pfeffer in seiner Physiologie betont, müssen wir sowohl die sensorischen als auch die motorischen Prozesse als zu einem tropistischen Vorgang gehörig rechnen, und der Begriff des Phototropismus darf nur dann als überwunden angesehen werden, wenn es eine spezifische Photoperzeption überhaupt nicht gibt, wenn jeder tropistisch wirkende Reiz, der die Pflanze trifft, welcher Art er auch sei, gleich zu Wachstumsänderungen führen würde, ohne vorher „spezifisch“ von dem getroffenen Organ perzipiert zu werden. — Daß Blaauw selbst eine spezifische Perzeption annimmt, beweisen seine Ausführungen auf S. 202. Für ihn kann also das Problem des Phototropismus nur dadurch leer geworden sein, daß er den sensorischen Teil der Reizkette — den Perzeptionsvorgang —

nicht zu dem Tropismus, sondern zu diesem nur den motorischen Teil rechnet.

Es wird von der Weltanschauung jedes Einzelnen abhängen, ob er in den Perzeptionsvorgang bei der Pflanze etwas Psychisches hineingeheimnissen will oder ob er darin nur ein physikalisch-chemisches Geschehen sieht. Aufgabe des Physiologen ist es, sich auf den letzteren Standpunkt zu stellen, und dies physikalisch-chemische Geschehen erkennen zu lernen. Wir wissen von diesen Vorgängen bei den Pflanzen noch so gut wie gar nichts, und die folgenden Untersuchungen führen am Schlusse auch nur zu Hypothesen. — Es wurde versucht, durch die Beeinflussung eines einseitigen geotropischen Reizes durch einen vorhergehenden allseits gleich wirkenden geo- und phototropischen und umgekehrt eines einseitigen phototropischen durch einen vorhergehenden allseitig wirkenden Schwere- oder Lichtreiz einen Einblick zu gewinnen in die Unterschiede bei der Geo- und Photoperzeption.

Die Frage ist nicht neu, und eine Antwort auf verschiedenem Wege besonders von Czapek (10), Guttenberg (12, 13), Sperlich (27), Krones (17), Bremekamp (4 u. 6), Arisz (2) gesucht worden. Ich gehe auf diese Arbeiten im letzten Teil genauer ein, sie werden dazu beitragen, mit den vorliegenden Resultaten ein einheitlicheres Bild der Vorgänge zu geben.

Abschnitt I.

Methodik.

Als Versuchsmaterial diente eine *Moravia*-Gerste, die ich durch die Freundlichkeit des Saatzüchters, Herrn Rohweder, aus der Saatzuchtstation von Herrn v. Sethe in Schlötenitz erhielt. Teilweise waren die Körner der einzelnen Pflanzen getrennt geerntet, so daß zu einem Versuch nur die Nachkommen einer Pflanze verwendet wurden. Diese Vorsicht erwies sich jedoch als überflüssig, da das Saatgut so ausgeglichen war, daß auch die aus gemischten Körnern hervorgegangenen Kulturen ebenso gleichmäßig wuchsen.

Die Gerste wurde einen Tag eingequollen, dann in Laubholz-Sägemehl in Blechkästchen von 14 cm Länge, $3^1/_2$ cm Breite und 4 cm Höhe gesteckt. Die Kästchen waren aus alten Konservendosen hergestellt nur durch Biegen und Falten, ohne Verwendung von Lötzinn. Sie bewährten sich sehr gut. Die Körner wurden in diesen Kästchen in zwei Reihen zu je 9—10 Stück gesteckt, und

mit Hilfe einer feinen Blumenspritze alles gleichmäßig angefeuchtet. Zu einem Versuch wurden meist 16 Kästchen verwendet. Zur Anzucht standen sie schon in dem Arbeitsdunkelraum. Nach 5 Tagen hatten die Koleoptilen meist die gewünschte Länge von $1^1/_4 - 1^1/_2$ cm.

Als Versuchsräume dienten zwei mit einer Verbindungstür versehene Kellerräume des Botan. Institutes, die beide völlig verdunkelt waren. Ein dicker schwarzer Vorhang vor der Verbindungstür erlaubte es, bei parallelen Licht- und Dunkelversuchen zur Kontrolle derselben von dem einen Raum in den andern zu gehen. In dem vorderen Zimmer stand außerdem noch ein Dunkelschrank, in den die Versuchspflanzen in den Zwischenzeiten bei Lichtversuchen gestellt wurden. Während der Aufzucht standen die Pflanzen jedoch frei im Raum, wobei ich bessere Resultate erhielt als im Dunkelschrank. Obgleich die Tür zwischen den beiden Räumen nur während der Versuchszeiten geschlossen war, herrschte doch fast immer ein Unterschied der Temperatur von etwa 1^0, die in Raum 2 stets etwas höher war als in Raum 1. Im übrigen hielten sich aber die Temperaturen recht konstant, meist zwischen 17^0 und 19^0, sanken nur in den kältesten Zeiten, als im Hause nicht mehr geheizt wurde, auf 15^0 bezw. $14^1/_2{}^0$.

Die Untersuchungen gründen sich auf eine so einfache und gleichmäßige Versuchsanstellung wie nur möglich, da die quantitativen Fragen der Perzeptionsvorgänge zunächst gegenüber den qualitativen zurückgestellt wurden. Ich ging von dem Gedanken aus, durch einen Vergleich bezw. durch die gegenseitige Beeinflussung der geo- und phototropischen Perzeptionsvorgänge etwas über das Wesen derselben zu ergründen. Zu diesem Zweck wurden die Pflanzen in verschiedener Weise vorbehandelt und in verschiedenen Zeitabständen danach einseitig geo- oder phototropisch gereizt.

Die Vorbehandlung bestand in 1. Rotation im Dunkeln an der horizontalen Klinostatenachse, oder 2. Belichtung von oben in normaler Vertikalstellung ruhig stehend oder während einer Rotation auf der vertikalen Klinostatenachse, oder 3. Belichtung mit gleicher Intensität und aus gleicher Entfernung wie bei 2. von vorne während einer Rotation an der Horizontalachse. — Von diesen drei Vorbehandlungsmöglichkeiten wurden je zwei zu je einem Versuch in verschiedener Weise kombiniert.

Die Dauer der Vorbehandlung erstreckt sich mit wenigen Ausnahmen auf je 1 Std. Es kam aber als variierendes Moment das

Zeitintervall hinzu, das zwischen der Vorbehandlung und der einseitigen Reizung der Pflanzen verstrich.

Die Intensität des einseitigen folgenden Reizes paßte sich völlig dem des vorangehenden allseitigen an, d. h. bei den geotropischen Versuchen wurde nur mit 1 g gereizt, bei den phototropischen mit der gleichen Lampe in der gleichen Entfernung wie bei der Vorbehandlung.

Bezüglich der Dauer der einseitigen Reize erwies es sich als praktisch, dieselben konstant einwirken zu lassen.

Die Versuche verliefen demnach nach folgendem Schema: In Raum 1 wurden im Dunkeln an horizontaler Achse rotiert:

Zeit	Kastenbezeichnung	
9—10	A u. A′	
10—11	B u. B′	
11—12	C u. C′	
	D u. D′	blieben als Kontrollen während der Zeit
	E u. E′	im Dunkelschrank.

Gleichzeitig wurden in Raum 2 von oben belichtet:

9—10	F u. F′	
10—11	G u. G′	
11—12	H u. H′.	

Nach 12 Uhr wurde von jeder Serie je ein Kasten für einen geotropischen Versuch genommen, der zweite für einen phototropischen. Alle nicht ganz geraden Koleoptilen wurden vorher entfernt. Die acht für den Geotropismus bestimmten Kästen wurden in Raum 2 auf die schmale Kastenkante gestellt. Dies ließ sich durch Umkippen der ganzen Serie gleichzeitig bei allen Kästen machen, so daß diese Versuchsanstellung nur einen Augenblick in Anspruch nahm. Dann wurden die Kästen der phototropischen Serie in Raum 1 einer auf dem Tisch markierten Kreisperipherie entlang aufgestellt. Im Mittelpunkt des Kreises stand in gleicher Höhe mit den Keimlingen die Lampe, die auch zu der Vorbehandlung gedient hatte. Natürlich brannte während des Aufstellens bei der Vorbehandlung und bei dem späteren Umstellen nur eine dunkle Rubinglasbirne[1]).

1) Die Birne aus hellem Glas hatte nach einer von Herrn cand. rer. nat. W. Denecke freundlichst ausgeführten Eichung die Kerzenstärke 27 in 1 m Entfernung. Bei den Versuchen, sowohl während der Vorration als auch bei der einseitigen Reizung war sie 65 cm von den Objekten entfernt.

Es erwies sich als erforderlich, die Versuche sehr häufig zu kontrollieren. In vielen Fällen geschah dies alle 5 Minuten, d. h. ich begann mit der Kontrolle des ersten Kastens sogleich wieder, nachdem die Resultate des letzten protokolliert waren. Die erste Kontrolle nach dem Aufstellen setzte bei den geotropischen Versuchen etwa 20—30 Minuten nach dem Aufstellen je nach der Temperatur ein. Bei den phototropischen Versuchen konnten 30—40 Minuten verstreichen, ohne daß eine Veränderung zu bemerken gewesen wäre.

Eine große Schwierigkeit lag darin, ein Maß für die Krümmung zu bekommen. Ich habe leider hierfür keine ganz befriedigende Methode gefunden, denn auch die in der Literatur angegebenen erwiesen sich als unpraktisch. Vielfach ist die Horizontalabweichung der Spitze von der normalen Geradestellung als Maß benutzt worden. Diese Methode kam für mich nicht in Betracht, da es sich bald zeigte, daß durch die Vorbehandlung die Art der Krümmung verändert wurde, was aus einer Angabe der Horizontalabweichung der Spitze nicht zu ersehen ist. Zudem arbeitete ich bei jedem Versuch mit 16 Kästchen, in denen je nach Entfernung der ungeeigneten Pflanzen durchschnittlich 15 zum Versuch verblieben. Das Messen dieser 240 Pflanzen hätte viel zu viel Zeit in Anspruch genommen, und das unvermeidliche wiederholte Berühren der Spitzen beim Messen hätte wahrscheinlich zu irreführenden haptotropischen Krümmungen geführt. Die von Arisz (2) angewandte optische Meßmethode der Horizotalabweichung verbot sich wegen der dabei erforderlichen Belichtung. — Die auch vielfach benutzte Methode des Photographierens ist zu kostspielig, außerdem wird dann nur das Bild eines bestimmten Augenblickes festgehalten. Die erstere Schwierigkeit ließ sich vermeiden durch Anwendung von Blaudruckpapier statt der photographischen Platte. Die Keimlinge wurden abgeschnitten, auf das Glas eines Kopierrahmens reihenweise aufgelegt und mit Hilfe starken Sonnenlichtes die Schattenbilder auf dem Blaudruckpapier abgebildet und nachher durch Wässern fixiert. Leider fehlte nur meist im gegebenen Augenblick der erforderliche Sonnenschein, auch nahm das Abschneiden und Einlegen viel zu viel Zeit in Anspruch, so daß die Bilder untereinander nicht gut vergleichbar waren.

So entschloß ich mich denn, in der Hauptserie der Versuche nur die Anzahl der +- bezw. —-Krümmungen bei jeder Kontrolle zu notieren. Das so gewonnene Zahlenmaterial gibt schon ein

ganz gutes Bild über den zeitlichen Beginn der Krümmungen. Am Schluß des Versuches wurde die Intensität der Krümmung der einzelnen Kästchen miteinander verglichen. So bedeutet A > B > C, daß die Spitzenabweichung bei A größer war als bei B und hier als bei C. Die Art der Krümmung ergaben kurze Bezeichnungen wie apikal und basal gekrümmt.

Bei den letzten Versuchen, als ich der Resultate ganz gewiß war, wurden dann die im Text wiedergegebenen Schattenbilder hergestellt. Die Kästchen wurden dazu in den Auszug eines mikrophotographischen Apparates dicht an die Milchglasscheibe gestellt. Auf einem über der Mattscheibe an den Ecken befestigten feinen transparenten Zeichenpapier traten bei Belichtung von hinten die Schattenbilder scharf hervor. Die konvexe Seite derselben wurde mit einem spitzen Bleistift nachgezogen. Diese Methode hatte den Vorteil, daß sie sich recht schnell ausführen ließ.

Ein Umstand der Versuchsanstellung muß noch besonders erwähnt werden. Die Samen wurden in allen Kästchen stets in der gleichen Richtung gesteckt. Da die Koleoptile aber nicht rund ist, so mußten die Keimlinge bei den phototropischen Versuchen die Krümmung in einer Ebene ausführen, die gerade senkrecht stand zu der Krümmungsebene bei den geotropischen Versuchen. Dieser Umstand kommt aber bei den folgenden Versuchen nicht als Fehlerquelle in Betracht; denn der Schwerpunkt der Arbeit liegt darin, die verschieden vorbehandelten Pflanzen nach folgendem gleichartigem Reiz miteinander zu vergleichen, und nicht so sehr die gleich vorbehandelten nach einem verschiedenartigen, folgenden, einseitigen Reiz. — Außerdem waren die Resultate die gleichen, als für einen Kontrollversuch die Körner in den für den phototropischen Versuch bestimmten Kästchen um 90° gedreht gesteckt wurden gegenüber denen für den geotropischen Versuch angesetzten.

Ein wesentlicher Faktor bei der ganzen vorliegenden Arbeit liegt in der häufigen Kontrolle der Versuche und in einer guten Schulung des Auges, die Abweichungen in der Krümmung erkennen läßt.

Abschnitt II.

Die Versuchsresultate.

Nach dem im methodischen Teil Vorangeschickten kann der experimentelle kurz gefaßt werden, da die Zeitverhältnisse eine weitgehende Veröffentlichung der Protokolle verbieten. Es werden nur

Proben davon gegeben. Im ganzen liegen 59 Versuchsprotokolle vor, denen noch eine Anzahl nichtprotokollierter Vorversuche vorangingen.

Die Vorversuche hatten ergeben, daß eine Vorrotation im Dunkeln die Reaktion auf einen folgenden einseitigen geotropischen Reiz verändert. Es sollten nun zunächst die zeitlichen Grenzen dieses Einflusses festgestellt werden. Dies Ziel wurde nicht erreicht, da es sich zeigte, daß diese Grenzen sehr weit liegen, und eine genaue Bestimmung derselben für den Schwerpunkt der Arbeit ohne Belang ist. Immerhin sollen die Versuche mitgeteilt werden, die am weitesten ausholen.

Als eine Grenze kam die Verkürzung der Dauer der Vorrotation in Betracht. Hierin wurde bis zu 5 Minuten heruntergegangen. Auch dann war der Einfluß dieser Vorrotation bei einem folgenden geotropischen Reiz noch bemerkbar, selbst wenn die Pflanzen 1 bezw. 2 Stunden lang zwischen den beiden Reizperioden im Dunkeln vertikal gestanden hatten (Prot. 20). Der Einfluß der Vorrotation schien sich sogar innerhalb gewisser Grenzen mit der Dauer dieser Zwischenzeit zu verstärken, indem die Krümmungen bei den zuerst rotierten Pflanzen früher und kräftiger einsetzten als bei denjenigen, bei denen der einseitige Reiz der Vorrotation gleich folgte.

Als zweiter Grenzfall war zu untersuchen, nach wie langer Zeit der Einfluß der Vorrotation noch bemerkbar ist, wenn für die Dauer derselben stets eine bestimmte Zeit zugrundegelegt wurde. Diese Untersuchungen waren besonders wichtig, weil wir durch Koningsberger genau über den Einfluß einer Rotation auf das Wachstum bei folgender Vertikalstellung unterrichtet worden sind. Seine Untersuchungen beziehen sich freilich auf *Avena*. War die Vorrotation nur kurzfristig, so machte sich nach Vertikalstellung zunächst eine Wachstumshemmung bemerkbar, der eine Beschleunigung folgte. Wurde die Dauer der Rotation bis zu 1 Std. verlängert, so war nur die Wachstumsförderung bemerkbar, die nach 1 Std. etwa ihr Maximum erreicht. — In den Versuchen mit *Hordeum* wurde stets 1 Std. vorrotiert, aber die Zeit zwischen dem allseitigen und dem einseitigen Reiz innerhalb einer Versuchsserie verschieden lang gewählt. — Beständе der Einfluß der Vorrotation nur in einer Veränderung der Wachstumsintensität, und verhält sich *Hordeum* ähnlich wie *Avena*, so müßte sich die Vorrotation nur bei einem sehr beschränkten Zeitintervall zwischen den

beiden Reizen noch bemerkbar machen. Das war jedoch nicht der Fall wie aus Prot. 16 ersichtlich ist. Hier war die Zwischenzeit bis zu 4 Std. verlängert. Es wurden im Dunkeln am Klinostaten vorrotiert:

von 9—10 Uhr Kasten A u. B,
„ $10^h\ 50'$—$11^h\ 50'$ „ C u. D,
„ $11^h\ 5'$—$12^h\ 5'$ „ E u. F.

Der einseitige geotropische Reiz setzte erst $2^h\ 5'$ ein und wirkte nur beschränkt während 15 Minuten bis $2^h\ 20'$. Von da ab standen die Pflanzen wieder vertikal. $2^h\ 35'$ war bei allen Kästen gleichzeitig eine schwache negative Aufkrümmung zu beobachten, $2^h\ 50'$ wurde jedoch ein Unterschied wahrnehmbar, indem sich die Krümmung bei A und B auf eine Zone erstreckte, die viel weiter zur Basis des Keimlings übergriff als bei C und D. Bei E und F war die Krümmung am meisten auf die Spitze beschränkt. $3^h\ 5'$ hatten die Pflanzen von A und B eine völlige Schrägstellung angenommen, während E und F nur die Spitzenkrümmung zeigten. Der Unterschied in der Art dieser Krümmung zeigte sich auch bei einem Vergleich der in Frage kommenden Skizzen in Fig. 1 und 3. Die obere Reihe bringt die Bilder von einem geotropischen Versuch und zwar A, B und C nach Vorrotation im Dunkeln. Bei A lagen 2 Stdn. zwischen allseitigem und einseitigem Reiz, bei B 1 Std., bei C folgten sich beide ohne Intervall. D stellt in allen Fällen die Kontrollen dar. Während bei Fig. 1 und 3 schon deutlich die Schrägstellung der A-Pflanzen hervortritt, läßt sich bei Fig. 2 nur erkennen, daß die Krümmungszone um so weiter nach der Basis übergreift, je länger die Vorrotation zurück liegt. In einem späteren Stadium wäre auch von den Pflanzen A der Fig. 2 die Schrägstellung erreicht worden. Aus den Zeichnungen ist ferner zu ersehen, daß die Angabe der Horizontalabweichung der Spitze von der Vertikalen kein rechtes Bild der Krümmung geben würde, da u. U. diese Horizontalabweichung bei A gerade so groß ausfallen würde wie bei C, und doch ist die Krümmung eine völlig andere.

Da bei den A-Kästen die Krümmung auch zunächst an der Spitze einsetzte, nur sehr viel schneller auf die Basis überging als bei B und besonders bei C und der Kontrolle D, während die Spitze sich zeitig wieder gerade streckte, so wäre es immerhin denkbar, daß die Verteilung der Wachstumsintensität in den einzelnen Zonen der Keimlinge der Grund für diesen verschiedenen

Krümmungstyp ist. Über diese Verteilung der Wachstumsintensität sagt die Koningsbergersche Arbeit natürlich nichts aus. Es ist auch schwer vorstellbar, wie man sich dies Fortschreiten der Krümmung in Verbindung mit Wachstumsunterschieden der einzelnen Zonen zu denken hat. — In den meisten Fällen war die Krümmung bei den A-Kästen am ehesten zu bemerken; es muß aber dahingestellt bleiben, ob sie tatsächlich bei diesen Pflanzen zuerst einsetzte oder ob sie nur zuerst bemerkbar wurde, weil eine größere Zone in ihren Bereich gezogen wurde.

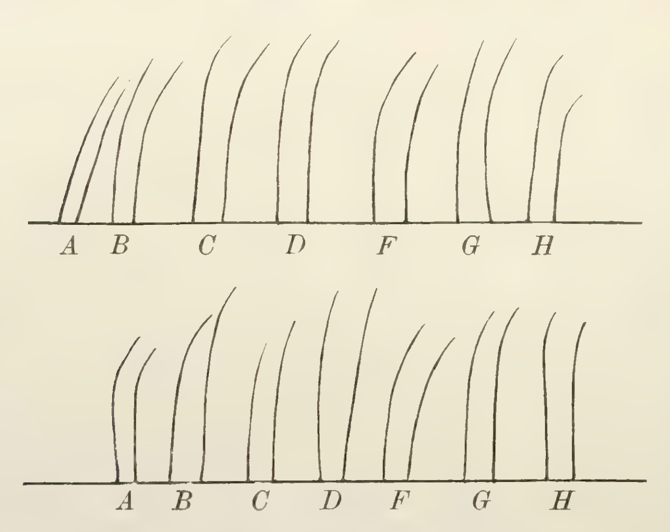


Fig. 1. Protokoll 59. Versuch vom 11. Juni 1923.

Im Dunkeln an der horizontalen Achse rotiert:	Senkrecht von oben belichtet ohne Rotation:
$10\frac{1}{2}$—$11\frac{1}{2}$ Uhr *A A*,	$9\frac{1}{2}$—$10\frac{1}{2}$ Uhr *F F*,
$11\frac{1}{2}$—$12\frac{1}{2}$ „ *B B*,	$10\frac{1}{2}$—$11\frac{1}{2}$ „ *G G*,
$12\frac{1}{2}$—$1\frac{1}{2}$ „ *C C*,	$12\frac{1}{2}$—$1\frac{1}{2}$ „ *H H*,

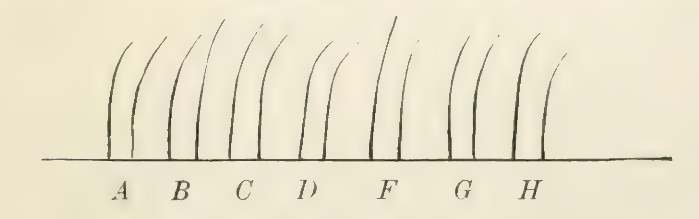
D D Kontrollen, weder vorrotiert noch vorbelichtet.

Obere Serie von $1^h\ 40'$ an dauernd einseitig mit 1 g geotropisch gereizt. Gezeichnet $3^h\ 45'$.

Untere Serie von $1^h\ 40'$ an dauernd einseitig phototropisch gereizt. Gezeichnet $4^h\ 25'$.

War nach diesen Ergebnissen schon stark daran zu zweifeln, daß die durch die Vorrotation bewirkte Umstimmung der Pflanzen nur in einer Veränderung ihrer Wachstumsintensität zu suchen sei, so zeigten mir die folgenden Versuche mit Gewißheit, daß hier viel verwickeltere Vorgänge zugrunde liegen.

Sind die Vorgänge, die infolge von Licht- oder Schwerkraftwirkung zu einer Reaktion führen, die gleichen, handelt es sich also nur um eine Veränderung der Wachstumsintensität durch den äußeren Reiz, so muß eine Vorrotation im Dunkeln auf einen nachfolgenden einseitigen Lichtreiz ebenso wirken, wie auf einen folgenden einseitigen Schwerereiz. Die Resultate dieser Versuche sind in den unteren Reihen der Fig. 1 und 2 unter den gleichen Buchstaben wie oben wiedergegeben. Wir sehen, daß durch die Vorrotation im Dunkeln die gleichen Veränderungen in der Reaktions-



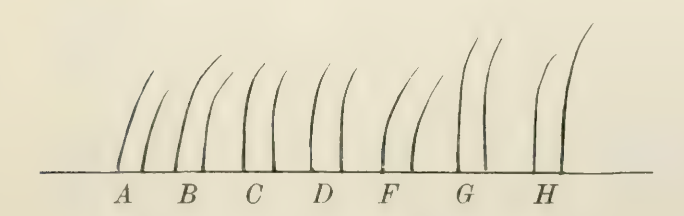


Fig. 2. Protokoll 58. Versuch vom 12. Juni 1923.

Im Dunkeln an der horizontalen Achse rotiert:		Senkrecht von oben belichtet ohne Rotation:	
$11^1/_2$—$12^1/_2$ Uhr	*A A*,	$11^1/_2$—$12^1/_2$ Uhr	*F F*,
$12^1/_2$—$1^1/_2$ „	*B B*,	$12^1/_2$—$1^1/_2$ „	*G G*,
$1^1/_2$—$2^1/_2$ „	*C C*,	$1^1/_2$—$2^1/_2$ „	*H H*,

D D Kontrollen, weder vorrotiert noch vorbelichtet.

Obere Serie von 2 h 35′ an dauernd einseitig mit 1 g geotropisch gereizt.

Untere Serie von 2 h 35′ an dauernd einseitig phototropisch gereizt.

Gezeichnet ca. 5 Uhr.

weise nach einem Lichtreiz zu beobachten sind wie nach einem Schwerereiz, d. h. die Reaktion greift um so weiter auf die basalen Zonen über, je länger die Vorbehandlung zurück liegt. Der Einfluß scheint jedoch nicht ganz so stark wie auf eine geotropische Reaktion zu sein. In Fig. 2 haben die A-Pflanzen allerdings auch schon eine Schrägstellung angenommen; bei Fig. 1, die in einem

etwas früheren Krümmungsstadium gezeichnet ist, ist der untere Teil der Keimlinge noch ganz gerade, es ist nur bei A eine größere Zone in den Krümmungsbereich hineingekommen, als bei B und C. Gegenüber den Kontrollen D war bei den A-Pflanzen sehr ausgesprochen, stark vermindert bei B und C ein zeitigerer Beginn der Krümmung zu beobachten. Dies kommt besonders stark in Fig. 3 AB verglichen mit D zum Ausdruck.

Im ganzen gelangt man zu dem Resultat, daß eine Vorrotation im Dunkeln die Krümmung nach einem Lichtreiz in ähnlicher Art verändert wie die nach einem Schwerereiz.

Wären die durch Licht und Schwerkraft in der Pflanze ausgelösten Vorgänge die gleichen, so müßte nun auch eine vorangehende allseitige Belichtung sich gleichartig in der Reaktion nach einem einseitigen Licht- und Schwerereiz zu erkennen geben.

Durch die Untersuchungen von Pringsheim (20) ist bekannt, daß eine allseitige Vorbelichtung die Reaktion auf einen folgenden, einseitigen Lichtreiz von gleicher Intensität beschleunigt. Die eigenen Untersuchungen bestätigten diese Beobachtung Pringsheims, sie zeigten ferner, daß die Beschleunigung der positiven phototropischen Reaktion um so größer war, ein je größeres Zeitintervall zwischen der allseitigen Belichtung und dem einseitigen Lichtreiz lag. Dies gilt zunächst natürlich nur innerhalb der bei den Versuchen eingehaltenen Zeiten. Die Resultate sind dargestellt in den unteren Reihen der Fig. 1 und 2 durch die Zeichnungen F, G und H und dazu D als Kontrolle. In Fig. 1 lagen bei F 3 Std., in Fig. 2 bei F nur 2 Std. zwischen dem allseitigen und dem Beginn des einseitigen Reizes. Die Kästen G und H zeigen besonders in Fig. 2 keine verstärkte Krümmung gegenüber den Kontrollen D. Dies hat seinen Grund wahrscheinlich darin, daß bei diesen Pflanzen, und besonders bei H, bei denen der einseitige Reiz dem allseitigen nach einer Verdunkelung von wenigen Minuten schon folgte, zunächst eine starke Neigung zu negativen Krümmungen zu bemerken war. Diese Krümmungen waren niemals bei allen Pflanzen deutlich erkennbar, wurden aber entschieden bei allen angestrebt, was aus dem zögernden Beginn der positiven zu folgern ist. Es schien, als müßte erst ein Bestreben zu negativen Krümmungen überwunden werden, ehe die positiven einsetzen konnten. Die dadurch entstehende Verspätung konnte so stark sein, daß bei den Kontrollen die Krümmung sogar früher bemerkbar war, als bei den zuletzt vorrotierten.

Übrigens muß dahingestellt bleiben, ob nicht an dem untersuchten Material auch bei den Kontrollen eine Neigung zu negativen Krümmungen zuerst nach der einseitigen Belichtung vorhanden war, die nur bei diesen Pflanzen viel leichter zu überwinden war als bei den unlängst vorrotierten und sich gar nicht bemerkbar machte bei den Pflanzen, bei denen eine wenigstens 2stündige Dunkelperiode zwischen allseitigem und einseitigem Reiz lag.

Wie wirkt nun eine Vorbelichtung auf die Reaktion nach einem folgenden einseitigen geotropischen Reiz? Die Resultate dieser Versuche waren am eindeutigsten, wenn sie auch in den F-G-H-Bildern der oberen Reihe von Fig. 1 nicht ordentlich zum Ausdruck kommen. F G H der oberen Reihe von Fig. 2 dagegen geben ein typisches Bild. Es zeigte sich nämlich immer wieder, daß infolge der Vorbelichtung die geotropische Aufkrümmung verzögert wurde, und zwar gerade in umgekehrter Reihenfolge wie die positive Lichtreaktion. Je länger die Zeit der Vorbelichtung zurücklag (F-Pflanzen), desto zögernder trat die Krümmung ein (Fig. 2 F G H).

Im übrigen schien es, als ob die Vorbelichtung eine ähnliche Wirkung hat wie die Vorrotation im Dunkeln: mit der Dauer der Zwischenzeit verlängert sich die Krümmungszone basalwärts. Es kommt jedoch nicht zu einer Schrägstellung der Keimlinge wie nach einer Vorrotation. Ein Protokoll möge als Ergänzung zu dem Gesagten folgen. Bei diesem Versuch weichen nur die H-Pflanzen im phototropischen Versuch darin von der Regel ab, daß eine negative Krümmung gar nicht und die positive dafür sehr zeitig auftrat. Die fett gedruckte Zahl bedeutet, daß alle Keimlinge im Kasten gekrümmt waren.

Protokoll vom 24. April 1923. Nr. 54.

Im Dunkeln an der horizontalen Achse rotiert. Temperatur: $17\frac{1}{2}$°.

Zeit	Kasten	
$9\frac{1}{4}$—$10\frac{1}{4}$ Uhr	A A	
$10\frac{1}{4}$—$11\frac{1}{4}$ „	B B	
$11\frac{1}{4}$—$12\frac{1}{4}$ „	C C	
	D D	Kontrollen weder rotiert noch belichtet.
	E E	

Im Licht auf vertikaler Achse rotiert. Temperatur: $18\frac{1}{2}$°.

$9\frac{1}{4}$—$10\frac{1}{4}$ Uhr	F F
$10\frac{1}{4}$—$11\frac{1}{4}$ „	G G
$11\frac{1}{4}$—$12\frac{1}{4}$ „	H H.

Von 12 h 30′ an dauernd geotropisch gereizt. Temperatur: $18^1/_2{}^0$.

	1 h 5′	1 h 15′	1 h 25′	1 h 35′	1 h 45′	
A	1 + 2 —	4 —	6 —	**10 —**		A am meisten an der Basis, C am meisten an der Spitze gekrümmt, ebenso wie D und E.
B	2 + 1 —	2 —	3 —	12 —	**14 —**	
C	5 —	9 —	**14 —**			
D	1 + 5 —	8 —	14 —	**15 —**		
E	5 —	10 —	**15 —**			
F	4 +	2 + 2 —	1 + 5 —	6 —	**10 —**	Krümmungen bei F G H schwächer als bei A—D.
G	3 + 1 —	1 + 2 —	5 —	7 —	**12 —**	
H	2 + 2 —	1 + 6 —	12 —	13 —	16 —	

Von 12 h 30′ an dauernd phototropisch gereizt. Temperatur: $17^1/_2{}^0$.

						2 h	2 h 15′	
A	1 +	2 +	3 +	4 +	11 +	**15 +**		
B	2 +	4 +	4 +	5 +	12 +	13 +	**14 +**	
C	4 —	3 —	2 + 1 —	3 +	7 +	**11 +**		
D	1 + 4 —	1 + 3 —	3 +	4 +	9 +	13 +	**15 +**	
E	1 + 1 —	3 + 1 —	3 +	5 +	9 +	12 +	**14 +**	
F	3 —	3 —	2 + 1 —	3 +	9 +	**12 +**		Krümmungen bei F G H stärker als bei A—D.
G	1 + 2 —	2 + 3 —	5 +	8 +	16 +	**17 +**		
H	1 +	8 +	8 +	12 +	**18 +**			

Das Protokoll zeigt, daß die Kontrollen D und E im geotropischen Versuch zuerst, im phototropischen als letzte reagieren, und daß die vorbelichteten Pflanzen F G H beim geotropischen Versuch sich besonders zögernd, im phototropischen dagegen zeitig krümmen. Die durch die Vorrotation im Dunkeln bewirkte Veränderung in der Krümmungsart bei A B C ergibt sich nur aus der Bemerkung beim geotropischen Versuch.

Wie sich im phototropischen Versuch zunächst eine Neigung zu negativen Krümmungen zu erkennen gab, so zeigte sich bei dem geotropischen meist zuerst eine positive Reaktion. Dies tritt bei dem vorliegenden Protokoll nicht so scharf hervor, wahrscheinlich weil die erste Beobachtung erst 35 Minuten nach Reizbeginn stattfand. Die Erscheinung war so regelmäßig, wenn sie sich auch nie auf alle Pflanzen erstreckte, daß eine Erklärung durch zufällige Nutationen in der Reizebene kaum in Frage kommen kann.

Bei den bisher besprochenen Versuchen war die Wirkung einer Vorrotation im Dunkeln verglichen worden mit derjenigen einer Vorbelichtung in Vertikalstellung.

In Fig. 3 sind die Reaktionen von solchen Pflanzen wiedergegeben, die teils im Dunkeln vorrotiert (A B C), teils während der Rotation von vorn belichtet worden waren (F G H). Bei diesen Pflanzen müßte sich also der kombinierte Einfluß von Vorrotation im Dunkeln und von Belichtung in Vertikalstellung bemerkbar machen. Das ist auch der Fall besonders in der unteren Reihe,

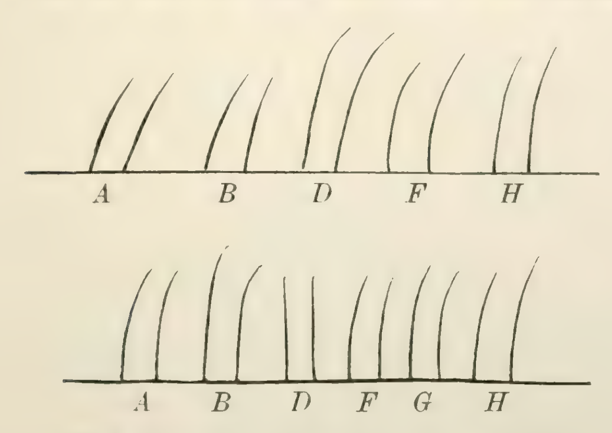


Fig. 3. Protokoll 57. Versuch vom 8. Juni 1923.

Im Dunkeln an der horizontalen Achse rotiert:

12—1 Uhr *A A*,
1—2 „ *B B*.

Während der Rotation an der horizontalen Achse von vorne belichtet:

12—1 Uhr *F F*,
1—2 „ *G G*,
2—3 „ *H H*.

D D Kontrollen, weder vorrotiert noch vorbelichtet.
Obere Serie von 3 h 15′ an dauernd mit 1 g einseitig geotropisch gereizt.
Untere Serie von 3 h 15′ an dauernd einseitig phototropisch gereizt.
Gezeichnet ca. 5 Uhr.

den phototropisch gereizten Keimlingen. Während die Kontrollen noch gerade sind, sind F G H schon gekrümmt, da sowohl Vorrotation als Vorbelichtung eine phototropische Krümmung beschleunigt. Die Krümmungszone erstreckt sich als Folge der Vorrotation um so weiter nach unten, je weiter die Vorrotation zeitlich zurückliegt (A und F). Bei dem geotropischen Versuch (obere Bildreihe) ist ebenfalls der die Krümmungszone verlagernde Einfluß der Vorrotation bemerkbar (A und F). Daneben zeigt sich eine Beeinträchtigung der Krümmung durch die gleichzeitige Vorbelichtung,

so daß in diesem Fall die Kontrollen D stärker gekrümmt erscheinen als F und H. (Von G waren versehentlich keine Zeichnungen gemacht worden, die Krümmungen lagen zwischen denen von F und H.)

Aus den Versuchen gewann ich stets den Eindruck, daß durch die Vorbelichtung eine tiefgreifendere Veränderung in den Pflanzen bewirkt wurde, als durch die Vorrotation. Dies zeigte sich auch in anderer Weise. Blieben die Kästen nach beendetem Versuch in Normalstellung bis zum folgenden Morgen im Dunkelzimmer, so hatten die geotropisch gereizten Pflanzen wieder völlig die Lotrichtung eingenommen, bei den phototropisch gereizten blieb die Basis in Schrägstellung und nur die Spitze ging langsam wieder in die Lotlinie über.

Abschnitt III.

Theoretisches.

Die vorliegenden Untersuchungen hatten den Zweck, durch wechselseitige Beeinflussung von geo- und phototropischen Reizvorgängen ein Licht zu werfen auf die zu den Krümmungen führenden Perzeptionsvorgänge, und etwaige Gleichartigkeit oder Unterschiede derselben erkennbar zu machen.

Die Ergebnisse führten zu dem Schluß, daß die beiden sensorischen Prozesse, die schließlich durch Wachstumsverschiebungen zu Richtungskrümmungen führen, ungleichartig sein müssen. Die durch das Licht bewirkte Veränderung in der Pflanze hält lange an, die durch die Schwerkraft verursachte geht schneller vorüber. Eine durch einseitige Schwerkraftwirkung ausgelöste Krümmung läßt sich durch allseitige Lichtwirkung nicht in eine dauernde überführen. Daraus ergibt sich, daß völlig verschiedenartige Prozesse bei Licht- und Schwerereiz zu dem gleichen Resultat, der einseitigen Wachstumsförderung, führen.

Geht eine allseitige Belichtung einem einseitigen Schwerereiz voran, so ist die Reaktion auf letzteren verändert. Aus diesem Resultat geht jedoch keineswegs hervor, daß die Perzeptionsvorgänge an irgendeiner Stelle identisch sind und sich deshalb summieren können. Man muß sich vergegenwärtigen, daß sich die beiden Prozesse in dem gleichen Medium abspielen, wodurch der zweite Vorgang in Abhängigkeit gerät von dem ersten; trotzdem können jedoch beide Vorgänge ganz verschiedenartig sein.

Eine Antwort auf die Frage nach der gegenseitigen Beeinflussung der geotropischen und der phototropischen Reizkette ist in verschiedenster Richtung schon früher gesucht worden. Es ist nicht überflüssig, die Resultate dieser früheren Arbeiten durchzusehen. Sie werden durch die vorliegenden Untersuchungen teils nur bestätigt, teils erweitert und Lücken bei ihnen ausgefüllt.

Bei einigen der in Betracht zu ziehenden Arbeiten wurde der Schwerpunkt in der Fragestellung mehr auf die gegenseitige Beeinflussung der Perzeptionsvorgänge gelegt, bei andern nur auf ein Ineinandergreifen der Reaktionen. Da sich aber eine Veränderung der Perzeptionsvorgänge nur an den Reaktionen beobachten läßt, so ist in den meisten Arbeiten keine scharfe Trennung bei der Fragestellung gemacht.

Krones (17) und Bremekamp (4 u. 6) verlegen das Problem am schärfsten in den sensorischen Teil der Reizkette. Krones untersuchte den Einfluß von Dauerbeleuchtung auf die Präsentationszeit beim Schwerkraftreiz und fand, daß dieselbe durch Belichtung verlängert wird. Das entspricht wahrscheinlich den Resultaten der vorliegenden Arbeit, nach der eine vorangehende allseitige Belichtung die Reaktion auf einen folgenden einseitigen Schwerereiz verzögert. Krones nimmt eine Veränderung des Geotonus durch das Licht an, da nach seinen etwas rohen Wachstumsmessungen die Längenzunahme der Lichtkeimlinge derjenigen der Dunkelkeimlinge nicht nachstand.

Bremekamp (4) knüpfte an die Untersuchungen von Rutten-Pekelharing (23) an, die bei gleichzeitigem unterschwelligem Licht- und Schwerereiz oder bei gleich aufeinanderfolgenden keine Reaktionen fand und dadurch zu der Ansicht gelangte (S. 322): „Die Perzeption von Licht- und Schwerereiz sind nicht identisch“. Bei starken Reizdosen fand jedoch eine Beeinflussung der einen Reaktion durch die andere statt. Bremekamp (4) ließ die Reize nicht gleichzeitig oder gleich nacheinander einwirken, sondern, da die geotropische Reaktion stets erheblich früher bemerkbar wird als die phototropische, so wurde die Pflanze erst so lange nach dem Lichtreiz geotropisch gereizt, daß die Reaktionen zeitlich zusammenfallen mußten. Es stellte sich heraus, daß unter diesen Umständen tatsächlich eine Summation der heterogenen, unterschwelligen Reize zu beobachten war. Damit war also die Ansicht von Rutten-Pekelharing widerlegt, daß die Perzeption von Licht- und Schwerereiz einander unähnlich sei.

Die weiteren Untersuchungen Bremekamps (4 u. 6) schließen sich den in dieser Arbeit vorliegenden insofern mehr an, als er den Einfluß allseitiger Belichtung mit einem einseitigen geotropischen Reiz kombinierte. Sie unterscheiden sich jedoch von den vorliegenden Untersuchungen dadurch, daß Bremekamp das Verhältnis der beiden Reizintensitäten zueinander möglichst variierte, während ich stets möglichst gleiche Intensitäten verwendete. Auch leiden die Bremekampschen Untersuchungen an einem großen Mangel, nämlich einer viel zu sparsamen Kontrolle der Reaktionen. Auf diesen Punkt ist im methodischen Teil bereits Bezug genommen worden. Bei seiner photographischen Registriermethode fehlen die Angaben über die Reaktionen vor der Aufnahme und leider natürlich auch die in einem späteren Stadium. Da nun die photographischen Aufnahmen meist erst nach mehreren Stunden gemacht wurden, so ist aus der Arbeit nichts über den zeitlichen Beginn der Reaktionen zu ersehen. Wir erfahren aber durch seine Arbeit, daß eine Belichtung von obenher die Reaktion auf einen folgenden geotropischen Reiz beeinflußt, und zwar hängt dieser Einfluß ab von der Dauer der Belichtung, von der Zeit, die zwischen dem allseitigen und dem einseitigen Reiz verstreicht und von der Dauer des einseitigen Reizes.

Weitere Untersuchungen, die den Einfluß allseitiger Belichtung auf einen einseitigen, geotropischen Reiz zum Gegenstand haben, stammen von Czapek (10) und Guttenberg (12). Nach Czapek wird bei *Avena* und *Phycomyces* die Reaktion auf einen einseitigen Schwerereiz verzögert, auch wenn die Vorbelichtung nur 10 Minuten währte. Bei *Helianthus* trat diese Verzögerung nicht ein. Wurden die Pflanzen während der Horizontallage von vorne beleuchtet, so war zwar keine Verzögerung des Reaktionsbeginns, was später von v. Guttenberg (12) und Sperlich (27) bestätigt wurde, wohl aber ein gehemmter Ablauf der Reaktionen zu beobachten.

Die gegenteilige Wirkung einer Vorbelichtung auf einen folgenden phototropischen Reiz, d. h. eine Beschleunigung der Reaktion ist zuerst von Pringsheim (20) beobachtet worden. Nach seiner Ansicht wird die Präsentationszeit durch Vorbelichtung verlängert, die Reaktionszeit abgekürzt je nach der Menge der Lichtenergie, die den Pflanzen vor dem einseitigen Reiz zugeführt worden ist. Pringsheim führt diese Beobachtungen darauf zurück, daß die „Lichtstimmung" der Pflanze erst der jeweiligen Intensität angepaßt werden muß, ehe die tropistische Wirkung einsetzt. Die

von Pringsheim beobachtete Verlängerung der Präsentationszeit wurde aber später von Clark (8) anders gedeutet.

Weit genauere Beobachtungen über die Wirkung einer allseitigen Vorbelichtung auf einen einseitig folgenden Lichtreiz sind später von Arisz (2) gemacht worden. Die Reaktionsart verändert sich zufolge seiner Versuchsergebnisse mit der Dauer der Vorbelichtung. Beträgt diese nur 100 Sekunden bei 5,5 MK, so tritt schon eine Verzögerung in der Reaktion auf einen gleichfolgenden einseitigen Lichtreiz ein. Diese Verzögerung nimmt zu mit der Dauer der Vorbelichtung und der angewendeten Intensität, und führt bei 3600 MK-S zunächst zu einer völligen Unterdrückung der ersten positiven Reaktion. Bei einer einseitigen Nachbelichtung von 4500 MK-S und mehr tritt gleich eine negative Krümmung auf.

Der Einfluß einer allseitigen Vorbelichtung klingt nach Arisz in einer folgenden Dunkelperiode schnell ab. So war nach einer Vorbelichtung von 100 Sekunden mit 25 MK bei einer Stunde Zwischenzeit gar kein Unterschied mehr gegenüber den Kontrollen, bei 20 Minuten mit 25 MK ebenfalls nach 1 Stunde fast gar kein Unterschied mehr.

Arisz (2), S. 150 gibt die Erklärung für seine Resultate mit folgenden Worten: „Die Abnahme der Empfindlichkeit für die positive Reaktion und die Zunahme der Empfindlichkeit für die negative als Folge einer Vorbeleuchtung sind also zwei Prozesse, welche leicht erklärt werden können, wenn die allseitige Vorbeleuchtung als ein Aufeinanderfolgen von einseitigen betrachtet wird und die Nachbeleuchtung als eine Fortsetzung der Reizung einer der vorbeleuchteten Seiten“. Die Auffassung ist m. E. nicht vereinbar mit der Tatsache, daß eine allseitige Nachbelichtung anders wirkt als eine allseitige Vorbelichtung. Wäre die Deutung von Arisz richtig, so müßten die Pflanzen bei gleichen Intensitäten gleichreagieren mit bezug auf die kürzer bezw. länger belichtete Organhälfte.

Die Zunahme der Empfindlichkeit für positive Krümmungen bei Zunahme einer Dunkelperiode zwischen all- und einseitiger Belichtung, die Arisz gleichfalls beobachtete, erklärt er mit der Rückkehr des Krümmungsbestrebens nicht vorbelichteter Keimlinge. Meine eigenen Versuche zeigten jedoch, daß bei Verlängerung der eingeschobenen Dunkelperiode die positiven Krümmungen viel schneller und intensiver auftreten als bei den Kontrollen. Danach

müssen durch die Vorbelichtung tiefgreifendere Vorgänge in den Pflanzen eingeleitet sein. Nur um eine Rückkehr zu dem Reaktionsvermögen der Kontrollen handelt es sich nicht.

Die Angaben in der Literatur über den Einfluß einer Horizontalrotation auf einen gleichzeitigen oder folgenden einseitigen Schwere- oder Lichtreiz sind spärlicher und lauten meist negativ.

So fand M. M. Riß (22) keinen Einfluß eines allseitigen Schwerereizes auf einen einseitigen gleichzeitig oder nachfolgend einwirkenden bei Wurzeln.

Auch auf einen phototropischen Reiz ist nach einer Fußnote bei Pringsheim (20, S. 286) eine Vorrotation im Dunkeln ohne Wirkung. Nach Sperlich (27) jedoch reagierten die an der Horizontalachse rotierten und gleichzeitig einseitig belichteten Keimlinge 15—20 Minuten früher als die in Vertikalstellung verbliebenen Kontrollen bei gleich starkem Lichtreiz.

Diese Untersuchungen, die methodisch der vorliegenden Arbeit nahestehen und zu dem Schluß berechtigen, daß die Perzeptionsvorgänge beim Licht- und Schwerereiz völlig verschieden sind, werden noch ergänzt durch Arbeiten, bei denen andere Methoden zur Anwendung kamen.

So reizte Guttenberg (12) die Pflanzen gleichzeitig geo- und phototropisch und wählte für den letzteren Reiz eine solche Intensität, daß das beiderseitige, entgegengesetzt gerichtete Krümmungsbestreben sich gerade das Gleichgewicht hielt. Es trat zunächst stets eine geotropische Aufkrümmung ein, diese ging aber in der Folge zurück, und die Pflanzen wuchsen alsdann in der Horizontalen gerade weiter. Wurden diese Pflanzen, nachdem sie den Gleichgewichtszustand erreicht hatten, um 180^0 gedreht, so daß die vorher erdwärts gerichtete, phototropisch gereizte Organseite nach oben zu liegen kam, so trat von neuem eine geotropische Aufkrümmung ein. Die Wirkung der Massenanziehung läßt sich also mit der des Lichtes bei gleicher Reaktionsstärke nicht ohne weiteres vertauschen. Da ferner die erste geotropische Aufkrümmung gleichzeitig bei den von unten belichteten und bei dunkel gehaltenen Kontrollpflanzen eintrat, so muß die geotropische Reizkette schneller ablaufen als die phototropische, und zwar muß dieser zeitliche Unterschied hauptsächlich in den perzeptorischen Vorgängen liegen, da die Krümmung selbst — hat sie erst begonnen — beim Phototropismus nicht langsamer zustande kommt als beim Geotropismus. Daher kann ein Lichtreiz die Reaktion auf

einen Schwerereiz nur dann beeinflussen, wenn ersterer entsprechend früher einsetzt wie letzterer. Gleiches gilt für die Summation unterschwelliger Licht- und Schwerereize. Da der Schwellenwert aber ein durchaus subjektiver ist, so muß es offen bleiben, ob bei den Untersuchungen von Bremekamp (4 u. 6) tatsächlich eine Summation unterschwelliger Reize stattgefunden hat, oder ob nicht die Reaktion nach jedem einzelnen der beiden Reize so gering war, daß sie sich der Beobachtung entzog und nur durch Summation dieser beiden unmerklichen Reaktionen wahrnehmbar wurde. Nach den vorliegenden Untersuchungen ist aber anzunehmen, daß der Schwerereiz, weil er auf ein durch die Lichtwirkung verändertes Plasma einwirkte, zu einer Reaktion führte, die nicht gleichzustellen ist mit derjenigen einer nicht vorgereizten Kontrollpflanze.

Durch die Untersuchungen von Sperlich (27) ist alsdann unsere Kenntnis über die gegenseitige Kompensation geo- und phototropischer Reize wesentlich erweitert worden. Sperlich, der hauptsächlich quantitative Untersuchungen machte, fand, daß ein Massenimpuls von 8,2 bezw. 16,5 g 60 Sekunden lang einwirkend dem eines Lichtreizes von 307 bezw. 400 Meterkerzen, während 3,94 oder 15,79 Sekunden entspricht. Danach kann also ein Massenimpuls von bestimmter Stärke durch verschiedene Lichtmengen kompensiert werden. In dieser Erscheinung gibt sich vielleicht die wellenartige Natur der Lichtwirkung, die durch die verschiedenen positiven und negativen Krümmungen bei wachsenden Lichtenergien bekannt ist, zu erkennen. Bei zeitlicher Zunahme der Massenwirkung wächst die gleich stark wirkende Lichtmenge nicht in dem gleichen Verhältnis. Denn es wird ein Massenimpuls von 8,2 bezw. 16,5 g durch 3 Minuten kompensiert durch 307 bezw. 400 MK, während 15,94 Sekunden; dagegen 8,2 bezw. 16,5 g durch 4 Minuten kompensiert durch 307 bezw. 400 MK, während 25,65 Sekunden.

Schließlich weise ich noch auf weitere Untersuchungen von Guttenberg (13) und solchen von Correns (9) hin, aus denen der Schluß gezogen werden muß, daß die geotropische und phototropische Reizkette verschiedenartiger Natur ist. — Nach Guttenberg wird die geotropische Perzeption in weit höherem Maße durch Laboratoriumsluft gehemmt als die phototropische, und Correns zeigte, daß eine geotropische Krümmung noch bei einem Sauerstoffpartiärdruck ausgeführt wird, bei dem die phototropische bereits unterbunden ist.

Die Beobachtungen von Correns wurden von Kenkel (15) nachgeprüft und bestätigt, van Ameijden (1) fand dagegen keine Unterschiede in dem Sauerstoffbedürfnis der Pflanzen beim Geo- und Phototropismus. Er wendete eine andere Methode an als Correns und Kenkel. Abgesehen davon, daß er die Pflanzen nicht in eine Wasserstoff-, sondern in eine Stickstoffatmosphäre brachte, ließ er auch die Reize nicht dauernd einwirken, wie Correns es tat, sondern nur begrenzt. Außerdem arbeitete er mit ganz festgelegten Konzentrationen, entweder mit O-freier Atmosphäre oder einer Konzentration von 4,7 %. In beiden Fällen fand er keinen Unterschied im Verhalten gegenüber einem geotropischen oder phototropischen Reiz. Es besteht daher die Möglichkeit, daß der Unterschied im O-Bedürfnis bei diesen beiden Reizvorgängen oberhalb oder zwischen den gewählten Konzentrationen liegt.

In seinen Studien über die Einwirkung der Temperatur auf tropistische Reizbarkeit etiolierter *Avena*-Keimlinge fand Torsten Nybergh (19) einen Unterschied bei phototropisch und geotropisch gereizten Pflanzen. Erstere sollen bei sehr niedrigen Temperaturen weit weniger empfindlich sein, als die geotropisch gereizten. Aus den Angaben in Nyberghs Arbeit ersehe ich jedoch, daß die Keimlinge sofort nach der Entfernung aus dem Kältezimmer photisch gereizt wurden, während bei dem geotropischen Versuch die Pflanzen während der Reizperiode in der Kälte blieben. Es darf also kaum der Schluß gezogen werden, daß die Sensibilität für den geotropischen Reiz durch Kälte mehr herabgesetzt wird, als die für den phototropischen Reiz. Auch ist nach de Vries die Empfindlichkeit gegenüber Kälte bei *Avena* im phototropischen Versuch ausgesprochener, als Nybergh sie fand.

Schließlich muß noch erwähnt werden, daß C. Zollikofer (32) bei entstärkten *Helianthus*-Keimlingen eine Reaktion auf einen geotropischen Reiz oft nicht mehr wahrnehmen konnte, während dieselben einseitig belichtet noch reagierten.

Diese Angaben dürften genügen, um zu zeigen, daß das Problem des Geo- und Phototropismus nicht so einfach zu erledigen ist, wie Blaauw (3) es wenigstens für den Phototropismus wollte. Die von Blaauw beobachtete Photowachstumsreaktion, ihr gleichzeitiges Auftreten mit einer Krümmung, entsprechende Verhältnisse für die Schwerkraft, wie sie von Zollikofer (31) und Koningsberger (16) festgestellt wurden, behalten natürlich ihren vollen wissenschaftlichen Wert. Es ist wichtig, zu wissen, daß ein allseitiger Reiz ent-

sprechende allseitige Wachstumsreaktionen auslöst, wie ein einseitiger mehr einseitig orientierte. Voraussichtlich ist überhaupt die Wirkung von Licht, Schwerkraft usw. auf die Pflanze prinzipiell die gleiche, ob der Reiz allseitig oder einseitig angreift, und es läßt sich daher die Frage aufwerfen, ob es nicht richtiger wäre, in einem physiologischen Lehrbuch diese durch äußere Faktoren ausgelösten Wirkungen zunächst zu besprechen, und dann erst die Tropismen als einseitige Wachstumsreaktionen einheitlich zu behandeln. Freilich wäre alsdann der sensorische Teil der Reizkette aus der engeren Lehre der Tropismen herausgenommen, und die Ansicht von Blaauw (3), daß durch die Kenntnis der Lichtwachstumsreaktion das Problem des Phototropismus jegliches Interesse verloren habe, wäre berechtigt.

Aber was spielt sich zunächst bei den all- oder einseitig angreifenden Reizen in der Pflanze ab? Was erfahren wir aus der Literatur über die erste Wirkung des Lichtes auf das Plasma? Blaauw (3) nimmt auf Grund seiner Versuche photochemische Prozesse an. Bremekamp (5) stellt sich in der Pflanze unabhängig voneinander reagierende lichtempfindliche Teilchen vor, die Phototroponen. Diese sollen durch Licht zerstört und im Dunkeln wieder gebildet werden. Durch ihre relativen Mengenverhältnisse soll die Intensität der Reaktion bedingt sein. Diese Theorie ist ein Bild, das eine Unbekannte an die Stelle einer anderen setzt, und die Übertragung dieses Bildes auf den Geotropismus, also die Bildung von Geotroponen macht schon Schwierigkeit, führt aber zu einem unübersehbaren Gewirre bei gleichzeitiger Einwirkung von Licht und Schwerkraft.

Auch der bei allseitiger Lichtwirkung gebrauchte Ausdruck der Stimmungsänderung besagt natürlich nichts und führt durch seinen psychologischen Beigeschmack leicht zu Vorstellungen, die besser vermieden wären, so lange als wir der Pflanze keine Psyche zuerkennen. Im übrigen ist aber die Unbestimmtheit des Ausdruckes treffend, sobald wir uns unter der Stimmung einer Pflanze den jeweiligen physikalisch-chemischen Gleichgewichtszustand ihres Plasmas denken.

Obige Untersuchungen und Angaben berechtigen zu dem Schluß, daß die ersten, durch das Licht und die Schwerkraft ausgelösten Prozesse verschiedenartig sein müssen, also in verschiedener Weise den physikalisch-chemischen Gleichgewichtszustand des Plasmas ändern. Das Medium, in dem sich die beiden Prozesse abspielen,

ist aber das gleiche, und darum wird eine durch einen Reiz bewirkte Veränderung der physikalisch-chemischen Beschaffenheit des Plasmas sich in der Reaktion auf einen zweiten gleich- oder andersartigen Reiz bemerkbar machen.

Was wissen wir aber über die physikalisch-chemische Beschaffenheit dieses Mediums, also des Plasmas? Es gehört zu der großen heute wissenschaftlich noch wenig erforschten Gruppe der Kolloide, und zwar ist es nicht ein homogenes, sondern ein sowohl physikalisch als auch chemisch heterogenes System. Wir müssen nach Freundlich (11) den Zellinhalt ansehen als ein Sol, das kurz vor dem Gelatinieren steht, das Struktur hat, und in dem einzelne chemisch verschiedene Teile möglicherweise so festgelagert sind, daß es zu verschiedenen voneinander ziemlich unabhängigen chemischen Reaktionen in den einzelnen Teilen der Zelle kommen kann. Wie diese Reaktionsfähigkeit örtlich verschieden sein kann, so wird sie sich fraglos auch mit der Zeit — mit dem Altern der Zelle — verändern. Diese Umstände steigern natürlich die Schwierigkeiten einer Erforschung der ersten durch einen Reiz verursachten Veränderungen des Plasmas sehr. — Aber auch wenn wir ein einheitliches konstanteres kolloides System zugrunde legen, so sind unsere Kenntnisse über die Wirkung von Licht und Schwerkraft auf ein solches System verschwindend gering.

Über den Einfluß der Schwerkraft auf ein Kolloid ist, soweit ich festzustellen vermochte, überhaupt nichts bekannt. Nur bei Suspensoiden sind Konzentrations- und damit Ladungsverschiebungen bei Veränderung der Schwerkraftrichtung beobachtet worden. Ähnliche Vorgänge können wir in der Zelle nur beschränkt annehmen wegen des hohen Reibungswiderstandes des Plasmas. Es stützt sich zwar die Statholitentheorie auf Lageveränderungen von Zellbestandteilen, die durch ihren Druck die sensible Plasmahaut erregen sollen. Diese sensible Plasmahaut ist nur ein neues Fragezeichen. Nimmt man aber mit der Lageveränderung auch Ladungsverschiebungen, also Potentialveränderungen in der Zelle an, so wäre die Voraussetzung einer sensiblen Plasmahaut nicht nötig, um eine Perzeption der Schwerkraftrichtung durch die Pflanze verständlich zu machen. Solange wir noch nichts über die Wirkung der Schwerkraft auf ein Kolloid in vitro wissen, läßt sich über die Vorgänge bei der Perzeption des Schwerereizes durch das lebende Plasma noch weniger etwas Bestimmtes aussagen.

Eine Möglichkeit für die Empfindung der Massenanziehung durch die Pflanze wäre gegeben in den durch die Untersuchungen von Hansteen-Cranner (14) bekannt gewordenen feinen Ausläufern der protoplasmatischen Grenzschicht, die die Zellwände durchsetzen. Da bei einer Lageveränderung des Organs es zu einer Verschiebung der Zugspannung dieser Plasmastränge kommen muß, so könnte man sich vorstellen, daß diese Plasmafädchen als Perzeptionsorgane funktionieren, wozu sie wegen ihrer Feinheit und der großen Menge, in der sie den Plasmakörper mit der Zellwand verbinden, besonders geeignet sein dürften.

Mit unseren Kenntnissen über die Wirkung des Lichtes auf einfache kolloide Systeme steht es kaum besser. Einige Angaben neben einer kritischen Besprechung früherer Beobachtungen bringt Stintzing (28) in seiner Arbeit: „Über den Einfluß des Lichtes auf kolloide Systeme“. Es sind Veränderungen des Dispersitätsgrades im positiven wie im negativen Sinne, Adsorptionserscheinungen an den Gefäßwänden sowohl als auch der verschiedenen Phasen untereinander als Wirkung von Belichtung beobachtet worden. Stintzing kommt zu dem Resultat, daß sich alle diese Reaktionen auf photochemische Prozesse zurückführen lassen, eine spezifische physikalische Wirkung des Lichts auf ein Kolloid gibt es nicht. Bei partieller Belichtung konnte der Verfasser bei fast allen Wellenlängen Stoffanreicherungen in den bestrahlten Teilen des Systems feststellen. Diese Stoffanreicherung war unabhängig von der chemischen und physikalischen Natur des Kolloids, sie zeigte sich sowohl bei Solen als auch bei Gelen. Der Verfasser glaubt dieselbe durch einen Verdampfungsprozeß an den bestrahlten Stellen erklären zu können. Sie trat jedoch nur in kolloiden, nicht in molekulardispersen Lösungen auf.

Da es somit nach Stintzing keine spezifischen photophysikalischen Prozesse in kolloidalen Medien gibt, und die in denselben durch das Licht bewirkten Veränderungen sich auf photochemische Prozesse zurückführen lassen, so ist die schon von Blaauw stark befürwortete Annahme nicht unberechtigt, daß die Primärwirkung des Lichtes in der Zelle wohl ein photochemischer Prozeß ist, der dann freilich sekundär andere auch physikalische auslösen wird.

Bei der Schwerkraft dagegen ist es von vorne herein viel wahrscheinlicher, daß sofort physikalische Prozesse einsetzen. Man könnte sogar glauben, daß die tiefgreifendere chemische Wirkung des Lichtes die Ursache dafür ist, daß die Reaktion auf einen

Lichtreiz soviel langsamer erfolgt als auf einen Schwerereiz, und daß Vorbelichtung sich soviel nachdrücklicher und spezifischer bemerklich macht, als eine Vorrotation.

Die Beobachtungen von Pringsheim hatten gezeigt, daß der tropistischen Wirkung des Lichtes eine Stimmung verändernde vorangeht. Van der Wolk (30) zeigte weiter, daß diese Veränderung des Phototonus sowohl von der belichteten Basis nach der verdunkelten Spitze als auch basalwärts geleitet wird, während die tropistische Lichtwirkung nur abwärts geht. Er nimmt deshalb an, daß die Stimmungsänderung auf einer Ionenverschiebung innerhalb des Pflanzenkörpers beruht.

Auf die Beobachtungen von Blaauw über die Lichtwachstumsreaktion aufbauend hat van de Sande-Bakhuyzen (26) versucht, dem Begriff der Stimmung eine einfachere Deutung zu geben. Er versteht unter der Stimmung einer Pflanze nur ihren jeweiligen Wachstumszustand. Aus dem oben Gesagten geht hervor, daß diese „Erklärung“ der Stimmung keinesfalls weit genug gefaßt ist. Gewiß spricht der jeweilige Wachstumszustand bei dem Zustandekommen einer Reaktion sehr mit, indem ein Organ, das nicht mehr wächst, auch nicht mehr tropistisch reagieren kann, und andererseits wird bei besonders starkem Wachstum auch eine beschleunigtere Reaktion erfolgen. Aber die „Stimmung“ verändernde Wirkung des Lichtes auf die Zellen kann noch deutlich beobachtet werden, wenn die Lichtwachstumsreaktion schon ausgeklungen ist. Der Begriff der Stimmung ist also kein einfacher, der nur Bezug hat auf das Wachstum. Er umfaßt nach der Definition von Pfeffer die jeweils herrschende innere Konstellation. Diese innere Konstellation, die sich mit dem physikalisch-chemischen Zustand der Zellen decken dürfte, muß natürlich für die Art der Perzeptionsvorgänge beim Auftreffen irgendeines Reizes bedingend sein. Denn die Perzeption selbst ist doch aller Wahrscheinlichkeit nach nichts weiter als eine Verschiebung dieser Konstellation, dieses bis dahin herrschenden inneren Gleichgewichtszustandes. Zu einer ähnlichen Ansicht gelangt schon Noll (18) in seiner „Heterogenen Induktion“: „Die geotropische Struktur scheint unter dem Einfluß des Lichtes verhältnismäßig leicht eine Veränderung erfahren zu können“.

Abschnitt IV.

Zusammenfassung der Resultate.

Dunkelkeimlinge von *Hordeum* wurden zuerst durch Rotation an der schnellen Klinostatenachse im Dunkeln allseitig geotropisch oder durch Belichtung von oben allseits phototropisch gereizt, danach einseitig geo- oder phototropisch mit den gleichen Intensitäten.

1. Bei einer Vorrotation im Dunkeln von 5 Minuten Dauer und folgendem einseitigem geotropischem Reiz zeigt sich eine Beschleunigung der Reaktion, besonders wenn zwischen allseitigem und einseitigem Reiz ein Intervall von 1—2 Std. lag, während dessen die Pflanzen in Normalstellung im Dunkeln verblieben.

2. Dauert die Vorrotation 1 Std., so bewirkt sie eine mit der Länge des Intervalles wachsende Veränderung der Reaktion, indem die Krümmungszone sich weiter nach der Basis hin ausbreitet, so daß schließlich eine Schrägstellung des ganzen Keimlings erfolgt. Die Untersuchungen erstreckten sich bis zu einer Zwischenzeit von 4 Std.

Meist ist die Krümmung bei den zuerst rotierten Keimlingen am ehesten wahrnehmbar, erscheint aber später bei den zuletzt rotierten oder den Kontrollen stärker infolge der ausgesprochenen Spitzenkrümmung.

Infolge dieser Unterschiede in der Krümmungsweise nach Vorrotation ist die Angabe der Spitzenabweichung von der Vertikalen als Maß für die Intensität der Krümmung nicht geeignet.

3. Werden die Keimlinge, die je 1 Std. im Dunkeln vorrotiert worden waren, nach verschieden langen Zwischenzeiten phototropisch gereizt, so zeigt sich dasselbe Bild wie oben, nur kommt nie eine so ausgesprochene Schrägstellung zustande.

Die Krümmung ist um so viel früher bemerkbar, je länger die Zeit war, die zwischen allseitigem und einseitigem Reiz lag, während derer die Keimlinge dunkel in Normalstellung verblieben.

4. Geht dem einseitigen Schwere- oder Lichtreiz nicht ein allseitig geotropischer sondern phototropischer voran, in der Weise, daß die Pflanzen unter einer Lichtquelle standen oder auf der Vertikalachse rotierten, so wurde die Reaktion nach einem folgenden einseitigen geotropischen Reiz gerade entgegengesetzt beeinflußt wie die nach einem phototropischen Reiz.

Die geotropisch gereizten Pflanzen reagierten im allgemeinen sehr viel langsamer als die Kontrollen, die phototropisch gereizten

schneller. Betrug bei letzteren die Zeit zwischen all- und einseitigem Reiz nur 1 Std. oder weniger, so war eine starke Neigung zu negativen Krümmungen zunächst nach der Belichtung wahrnehmbar. Diese negativen Krümmungen wurden bald ausgeglichen, doch hatten diese Pflanzen dadurch keinen Vorsprung mehr gegenüber den Kontrollen hinsichtlich der Krümmungsstärke. Meist jedoch überholten sie die Kontrollen in einem späteren Stadium erheblich.

5. Im allgemeinen kann man sagen, daß bei den Versuchen, in denen die Pflanzen einseitig geotropisch gereizt wurden, die Kontrollen sich früher oder ebenso zeitig krümmten wie die vorbehandelten Pflanzen, bei den einseitig phototropisch gereizten dagegen merkbar später, meist zuletzt.

6. Werden die Keimlinge während der Vorrotation an der Horizontalachse gleichzeitig von vorne belichtet, so zeigt sich bei den folgenden Reaktionen der kombinierte Einfluß von allseitiger Licht- und Schwerewirkung.

Nach geotropischer Reizung wird die Krümmungszone verlängert, die Krümmung selbst verringert.

Nach phototropischer Reizung wird die Krümmung gegenüber den Kontrollen stark beschleunigt.

7. Im ersten Stadium der geotropischen Krümmung war besonders bei den im Dunkeln vorrotierten Pflanzen eine starke Neigung zunächst zu einer positiven Krümmung zu bemerken, die aber schnell ausgeglichen wurde und in die negative überging.

8. Keimlinge, die stark phototropisch reagiert haben, gleichen die Krümmung in der Vertikallage völlig aus und stellen sich wieder in die Lotlinie ein.

Keimlinge, die stark phototropisch reagiert haben, gleichen die Krümmung nur im apikalen Ende aus, die Basis ist auch am folgenden Tage noch in Schrägstellung.

9. Keimlinge, die allseits vorbelichtet worden waren, dann einseitig geotropisch reagiert hatten, gleichen in einer folgenden Dunkelperiode in Normalstellung ihre Krümmung auch völlig aus. Das Licht wirkt demnach nachhaltiger auf die Pflanzen ein als die Schwerkraft, und außerdem andersartig, da eine durch die Schwerkraft ausgelöste Reaktion durch allseitige Belichtung nicht so nachhaltig wird, wie eine durch einseitiges Licht ausgelöste.

Institut für allgemeine Botanik Hamburg, Juni 1923.

P. S. Nach Abschluß des Manuskriptes kommen mir noch zwei Arbeiten in die Hand, die zu erwähnen sind, da sie die oben besprochenen Probleme gleichfalls berühren. In einer Abhandlung von Janse unter dem Titel: „On stimulation in auxotonic movements“ in den Proceedings XXVI der Koninklijke Akademie van Wetenschappen te Amsterdam 1923, S. 171—187 will der Verf. die verschiedenen geotropischen und auch phototropischen Reaktionen erklären durch die Annahme eines statischen Apparates, der zwischen Protoplast und Zellwand liegen soll. Dieser Apparat soll je nach Bedarf an der organisch unteren Zellhälfte festsitzen oder infolge äußerer oder innerer Einflüsse sich verlagern oder z. B. bei Windepflanzen dauernd in der Zelle kreisen. Dieser statische Apparat soll das sensible Organ sein. Der Verf. versucht also die Theorien von Noll (Heterogene Induktion) und Haberlandt (sensible Plasmahaut) miteinander zu verquicken. — Diese „Erklärung“ erklärt aber tatsächlich nichts, denn man kann sich kein genaues Bild machen von einem derartigen sensiblen statischen Apparat. Auch gehört zu der „Erklärung“ des Verf. die Voraussetzung, daß die Pflanze immer bestrebt sein soll, diejenige Lage einzunehmen, in der der statische Apparat am meisten erregt wird. Es fehlt jedoch jeder Anhaltspunkt für die Annahme einer solchen Zielstrebigkeit. — Die zweite Arbeit von Petry: Zur Kenntnis der biologischen Wirkung der Röntgenstrahlen III. Mitteilung, Biochem. Zeitschr. 135, 1923, S. 353—383 dürfte vielleicht unsre Erkenntnis der Vorgänge auch bei der Perzeption des sichtbaren Lichtes wesentlich fördern. Der Verfasser diskutiert selbst die Möglichkeit entsprechender Vorgänge in der Pflanze unter dem Einfluß von Röntgen- und sichtbaren Strahlen. Er gelangt durch seine Versuche mit ruhenden und gequollenen Samen, mit wachsenden Pflänzchen im normalen Zustand, sowie nach vorangehender Einwirkung von Cyan und H_2O_2, endlich mit Pflanzen in verminderter O-Spannung zu dem Resultat, daß sich wahrscheinlich bei der Atmung eine Substanz in der Pflanze bildet, die für die Röntgenstrahlen empfindlich macht. Diese Substanz fehlt bei intramolekularer Atmung. Der Verf. glaubt infolge der Resultate seiner Versuche mit H_2O_2, daß es sich um die Bildung eines physiologischen Gewebeperoxyds handelt. Es würde also zu einer photochemischen Oxydation eines lichtempfindlichen Gewebebestandteils auf Kosten des Peroxydsauerstoffes kommen. Diese Resultate Petrys bestärken die Annahme eines photochemischen

Prozesses, durch den der Gleichgewichtszustand der Pflanze verschoben wird.

Literatur.

1. Ameijden, van, Geotropie en Phototropie bij Afwezigheid van vrije Zuurstoff. Amsterdam 1917.
2. Arisz, W. H., Untersuchungen über den Phototropismus. Recueil des travaux bot. néerlandais, XVIII, 1921, S. 373—439.
3. Blaauw, A. H., Licht und Wachstum. III. Mededeelingen van de Landbouwhoogeschool, XV, Wageningen 1918, S. 98—204.
4. Bremekamp, C. E. B., On the mutual influence of phototropic and geotropic reactions in Plants. Koninklijke Akademie van Wetenschappen te Amsterdam. Proceed. of the section of science, XVII, 1913, S. 1278—1291.
5. — —, Theorie des Phototropismus. Rec. des travaux bot. néerlandais, XV, 1918, S. 123—184.
6. — —, Über den Einfluß des Lichtes auf die geotropische Reaktion. Rec. des travaux bot. néerlandais, XVIII, 1921, S. 373—439.
7. de Candolle, A. P., Cours de Botanique. Seconde partie. Physiologie végétale, 1832, Bd. 2, S. 830; Bd. 3, S. 1082.
8. Clark, O. L., Über negativen Phototropismus bei *Avena sativa*. Zeitschr. f. Bot., V, 1913, S. 737—770.
9. Correns, C., Über die Abhängigkeit der Reizerscheinungen höherer Pflanzen von der Gegenwart freien Sauerstoffs. Flora, 75, 1892, S. 87—151.
10. Czapek, F., Über Zusammenwirken von Heliotropismus und Geotropismus. Sitzungsber. d. k. k. Akademie d. Wiss. Wien, math.-nat. Kl., CIX, 1895, S. 337—375.
11. Freundlich, H., Kapillarchemie, II. Aufl. Leipzig 1922.
12. v. Guttenberg, H., Über das Zusammenwirken von Geotropismus und Heliotropismus in parallelotropen Pflanzenteilen. Jahrb. f. wiss. Bot., 45, 1908, S. 193—231.
13. — —, Über das Zusammenwirken von Geotropismus und Heliotropismus und die tropistische Empfindlichkeit in reiner und unreiner Luft. Ebenda, 47, 1910, S. 462—492.
14. Hansteen Cranner, Prof. B., Zur Biochemie und Physiologie der Grenzschichten lebender Pflanzenzellen. Meldinger fra Norges Landbrukshøiskole, Bd. 2, 1922, S. 1—160.
15. Kenkel, Josef, Über den Einfluß der Wasserinjektion auf Geotropismus und Heliotropismus. Diss. Münster 1913.
16. Koningsberger, V., Tropismus und Wachstum, Utrecht 1922, S. 1—136.
17. Krones, F., Einfluß des Lichtes auf den Geotropismus. Sitzungsber. d. k. k. Akad. d. Wiss. Wien, math.-nat. Kl., CXXIII, Abt. I, 1917, S. 801—835.
18. Noll, F., Über heterogene Induktion. Versuch eines Beitrags zur Kenntnis der Reizerscheinungen der Pflanzen. Leipzig 1892.
19. Nybergh, Torsten, Studien über die Einwirkung der Temperatur auf die tropistische Reizbarkeit etiolierter *Avena*-Keimlinge. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., 30, 1912, S. 542—552.
20. Pringsheim, E., Einfluß der Beleuchtung auf die heliotropische Stimmung. I. Mitteilung. Cohns Beitr., IX, 1909, S. 263—305.

21. Pringsheim, E., Studien zur heliotropischen Stimmung und Präsentationszeit. II. Mitteilung. Ebenda, S. 415—478.

22. Riß, M. M., Über den Einfluß allseitiger und in der Längsrichtung wirkender Schwerkraft auf Wurzeln. Jahrb. f. wiss. Bot., 53, 1914, S. 157—209.

23. Rutten-Pekelharing, C. J., Untersuchungen über die Perzeption des Schwerereizes. Rec. des travaux bot. néerlandais, VII, 1910, S. 241—344.

24. Sachs, J., Über orthotrope und plagiotrope Pflanzenteile. Arbeiten d. Bot. Inst. Würzburg, II, 1882, S. 282.

25. — —, Vorlesungen über Pflanzenphysiologie, Leipzig 1887, S. 622.

26. Sande-Bakhuyzen, H. L. van de, Analyse der Fototropische Stemmingsverschijnselen. Diss. Utrecht 1920.

27. Sperlich, A., Gesetzmäßigkeiten im kompensierenden Verhalten parallel und gegensinnig wirkender Licht- und Massenimpulse Jahrb. f. wiss. Bot., 46, 1915, S. 155—196.

28. Stintzing, H., Der Einfluß des Lichtes auf kolloide Systeme Diss. Gießen 1909 und Kolloidchem. Beihefte, VI, Heft 7 u. 8.

29. Vries, M. S. de, The influence of temperature on phototropism in seedlings of *Avena sativa*. Koninklijke Akademie van Wetenschappen te Amsterdam, 1913, S. 1170—1174.

30. Wolk, P. C. van der, Transmission of light stimuli. Koninglijke Akademie van Wetenschappen te Amsterdam, 1911, S. 327—342.

31. Zollikofer, C., Über den Einfluß des Schwerereizes auf das Wachstum der Koleoptile von *Avena sativa*. Rec. des travaux bot. néerlandais, XVIII, 1921, S. 237—322.

32. — —, Untersuchungen zur Statholitentheorie. Teil I: Über das geotropische Verhalten entstärkter Keimstengel und den Abbau der Stärke in Gramineen-Koleoptilen. Beitr. z. Allgem. Bot., Bd. I, 1918, S. 399—448.

Inhalt

des vorliegenden 4. Heftes. Band 62.